1943/4

SONDERABDRUCK AUS
ZOOLOGISKA BIDRAG FRÅN UPPSALA. BAND 22

ZUR ENTWICKLUNG UND ENTWICKLUNGS-BIOLOGIE DER CERIANTHARIEN UND AKTINIEN

VON

KARL-GEORG NYHOLM

ENGLISH SUMMARY

UPPSALA 1943
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI A.-B.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548006_0003

ZUR ENTWICKLUNG UND ENTWICKLUNGS-BIOLOGIE DER CERIANTHARIEN UND AKTINIEN

INAUGURALDISSERTATION

WELCHE ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE MIT GENEHMIGUNG DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN SEKTION DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT ZU UPPSALA AM 25. SEPT. 1943 UM 10 UHR VORMITTAGS IM ZOOLOGISCHEN HÖRSAALE ÖFFENTLICH VERTEIDIGT WIRD

VON

KARL-GEORG NYHOLM
FIL. LIC., UPPL.

UPPSALA 1943
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI A.-B.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Zur Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Ceriantharien und Aktinien

von

KARL-GEORG NYHOLM

(Uppsala).

Mit 13 Tafeln, 35 Textfiguren, 2 Diagrammen und 2 Karten; English Summary.

Inhaltsübersicht.

Seite

Vorwort 89
Einleitung 90
Kurze Literaturübersicht 91
Spezieller Teil 95
I. Material und Methodik 95
II. Cerianthus lloydii 100
1. Oogenese 100
2. Spermiogenese und Sperma 108
3. Befruchtung 111
4. Furchung und Keimblattbildung 113
5. Larve 116
6. Auftreten der Larvenstadien im Plankton 127
7. Festsetzung und Röhrenbau 133
8. Zusammenfassung der wichtigsten Resultate 140
III. Pachycerianthus multiplicatus 142
1. Oogenese 142
2. Spermiogenese und Sperma 149
3. Befruchtung 149
4. Furchung 151
5. Blastula 156
6. Entodermbildung 158
7. Freischwimmende Larve 160
8. Festsetzung und weitere Entwicklung 163
9. Zusammenfassung der wichtigsten Resultate 166

50/140

IV. Sagartia troglodytes 167
1. Oogenese 167
2. Spermiogenese und Sperma 171
3. Laichen 171
4. Befruchtung 177
5. Furchung 178
6. Blastula 184
7. Entoderm- und Stomodaeumbildung 187
8. Larve 189
9. Zusammenfassung der wichtigsten Resultate 191
Allgemeiner Teil 193
I. Vergleichende Übersicht über einige Abschnitte der Vorentwicklung und der Ontogenese der hier behandelten und nahestehender Formen 193
1. Geschlechtszellen 193
2. Furchungen 200
3. Keimblattbildung und Stützlamelle 204
II. Weitere entwicklungsbiologische Ergebnisse 207
1. Verbreitung und Fortpflanzungszeiten 207
2. Oviparie und Larviparie 212
3. Temperatur und Entwicklung 214
4. Nahrungsaufnahme der Larven 218
5. Einheits- und Zwillingsbildungen 224
6. Verbreitung. Larventypen. Das Arachnactis-albida-Problem . 227
Summary 233
Literaturverzeichnis 236
Erklärung der Tafeln 241

Vorwort.

Bei Veröffentlichung dieser Arbeit ist es mir eine liebe Pflicht, meinem Lehrer, Herrn Prof. Sven Ekman, meinen warmen Dank für das grosse Wohlwollen und persönliche Interesse auszusprechen, welches er meinen Untersuchungen stets entgegengebracht hat.

Mein Lehrer, Herr Rektor Prof. Nils von Hofsten, Präfekt des Zoologischen Instituts während meiner Studienjahre, hat mich besonders bei Beendigung dieser Arbeit gütig durch wertvolle Ratschläge unterstützt, wofür ich ihm grossen Dank schuldig bin.

Ferner danke ich dem jetzigen Präfekten des Zoologischen Instituts, Herrn Prof. Sven Hörstadius, für das Interesse, das er an meinen Studien genommen hat.

Herr Prof. Oscar Carlgren hat mich bei Besprechungen durch seine grosse Sachkenntnis gefördert und war mir ausserdem bei Beschaffung schwer zugänglicher Literatur behilflich.

Die Untersuchungen, welche dieser Arbeit zugrunde liegen, wurden grösstenteils auf der Zoologischen Station Kristineberg ausgeführt. Mit grossem Entgegenkommen überliess mir der verstorbene Präfekt der Station, Herr Prof. Einar Lönnberg, stets einen Arbeitsplatz daselbst. Für ergänzende Arbeiten räumte mir der jetzige Präfekt der Station, Herr Prof. Nils Holmgren, in diesem Jahr mit demselben Entgegenkommen einen Arbeitsplatz ein.

Der Vorsteher der Station, Herr Dr. Gunnar Gustafson, hat meine Arbeit durch seine reiche Erfahrung in vielfacher Weise erleichtert und im übrigen meinen Aufenthalt in Kristineberg ausserordentlich angenehm und erinnerungsreich gestaltet.

Herr Fil. lic. Hans Höglund am Laboratorium für Seefischerei in Lysekil stellte mir freundlichst ein reiches Planktonmaterial zur Verfügung und gab mir Gelegenheit, das Untersuchungsfahrzeug 'Skagerak' auf seinen, reiches Material liefernden Fahrten im Kattegatt und Skagerak zu begleiten.

Für wertvolle Hilfe bei Herstellung des Bildmaterials sage ich Frl. Amy Wästfält meinen herzlichen Dank.

Endlich danke ich Herrn Dr. Konrad Flex für die sorgfältige Übertragung ins Deutsche.

Zoologisches Institut, Uppsala, August 1943.

K.-G. Nyholm.

Einleitung.

Für den Leser, der wegen des etwas anspruchsvollen Titels erwartet, dass hier die Entwicklung der Mehrzahl der Ceriantharien und Aktinien bearbeitet ist, sei bemerkt, dass sich diese Untersuchung, was die Ceriantharien betrifft, hauptsächlich mit der normalen Entwicklung der beiden schwedischen Ceriantharien *Cerianthus lloydii* Gosse und *Pachycerianthus multiplicatus* Carlgren beschäftigt. Ursprünglich hatte ich die Absicht, meine Forschungen auf einige der mediterranen Ceriantharienformen auszudehnen. Durch den Krieg wurde dies indes bis auf weiteres unmöglich gemacht.

Wenn man die Entwicklung von Ceriantharien studiert, liegt es nahe, nach Vergleichen wenigstens mit anderen Hexacorallia zu suchen. Insbesondere gilt dies für die den Ceriantharien nahestehenden Aktinien. Die Entwicklung der Aktinien ist für mehrere Gattungen und Arten bekannt. Die Literatur ist auf diesem Gebiet ziemlich ergiebig. Um nicht nur auf die Literatur angewiesen zu sein und um die Kenntnis von der Entwicklungsbiologie der Aktinien etwas zu erweitern, habe ich mir Primärmaterial von Aktinien verschafft. Die Fam. Sagartiidae ist, obgleich sich relativ leicht reiches Material beschaffen lässt, nicht eingehend embryologisch studiert worden. Da von den Sagartiiden der schwedischen Westküste *Sagartia troglodytes* (Price) das reichste Material geliefert hat, ist sie hier besonders behandelt worden. In einigen Fällen war Material von *Sagartiogeton undatus* Carlgr. (1942) (= *Actinothoë undata* u. *anguicoma*) und *Halcampa duodecimcirrata* M. Sars. von ergänzendem Wert.

Das Hauptgewicht wurde sowohl bei dem Ceriantharien- als dem Aktinienmaterial auf die frühe Entwicklung gelegt, weil diese bei älteren Untersuchungen aus Mangel an Material nicht oder bloss teilweise behandelt werden konnte.

Kurze Literaturübersicht.

Geschichtliches. Die am frühesten beschriebenen Ceriantharien sind mediterran. Schon im 18. Jahrhundert hat SPALLANZANI in einem Brief an CHARLES BONNET eine Ceriantharienart aus dem Mittelmeer unter dem Gattungsnamen *Tubularia* beschrieben. SPALLANZANI teilt mit, dass sich das beschriebene Tier von anderen *Tubularia*-Arten dadurch unterscheidet, dass es eine Röhre besitzt. Er ist der Ansicht, dass es eine eigene systematische Gruppe bilden könne.

Später (1789, Systema naturae edit. 13) hat LINNÉS Schüler GMELIN dem von SPALLANZANI beschriebenen Tier einen linnéanschen Namen gegeben. Er nennt es *Tubularia membranacea*.

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts stellte DELLE CHIAJE den Gattungsnamen *Cerianthus* für SPALLANZANIS Art auf. In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts arbeiteten W. RAPP und EDW. FORBES mit Ceriantharien. Schon damals machte sich die Auffassung geltend, dass die Ceriantharien eine Sonderstellung innerhalb der Aktinien einnehmen. 1852 stellten MILNE-EDWARDS und HAIME die Familie *Cerianthidae* auf, in die auch gewisse fusslose Aktinien (*Ilyanthidae*) aufgenommen wurden.

Durch die anatomischen Arbeiten der Brüder HERTWIG (1879) wurde die verschiedene Art bekannt, in der die Mesenterien bei Aktinien und Ceriantharien angelegt werden. R. HERTWIG führt in einer späteren Arbeit (1882) die Ceriantharien unter einer besonderen Tribus Cerianthеae an.

VAN BENEDEN untersuchte (1898) ein grosses Planktonmaterial von Ceriantharienlarven und glaubte, eine nahe Verwandtschaft zwischen Ceriantharien und Antipatharien zu bemerken. Deshalb vereinigte er die beiden Gruppen zu der Ordnung Ceriantipatharia. Diese Einteilung findet man noch in mehreren Hand- und Lehrbüchern. VAN BENEDEN stützte seine Auffassung auf die Übereinstimmung in der Anordnung der Mesenterien sowie auf das Vorhandensein einer ektodermalen Längsmuskelschicht sowohl bei Antipatharien wie bei der sog. Cerinula-Larve der Ceriantharien. In späteren systematischen Arbeiten von CARLGREN u. a. werden jedoch besondere Ordnungen, Ceriantharia bzw. Antipatharia, bevorzugt.

Während die Hexacorallia in einer Anzahl Untersuchungen systematisch-anatomisch studiert wurden, findet man wenige Arbeiten über

ihre Embryonalentwicklung. Dies gilt nicht nur für die Ceriantharia, sondern auch für die Zoantharia und Madreporaria. Untersuchungen über die Embryologie der Antipatharia fehlen ganz. Bei den meisten Hexacorallia beruht dies auf der Schwierigkeit, geeignetes embryologisches Material zu beschaffen.

Frühere entwicklungsbiologische Untersuchungen. Über die Entwicklung der Ceriantharien schreibt Pax (Tierwelt der Nord- und Ostsee, 1934, III e, S. 17): »Die Befruchtung der Ceriantharia ist bisher noch nicht beobachtet worden. Die ersten entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge scheinen bei den Zylinderrosen in ähnlicher Weise wie bei den Seeanemonen zu verlaufen. Totale, inäquale Furchung soll durch Beobachtung festgestellt sein. Das Entoderm entsteht durch Invagination einer Coeloblastula . . .« In Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie, 1925, S. 893, charakterisiert Pax mit fast denselben Worten die frühesten Entwicklungsstadien der Ceriantharien.

Die Untersuchungen über die Ceriantharien-Entwicklung, über die in der Literatur berichtet wird, sind in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts ausgeführt worden. Haime und Kowalewsky haben beide mit der Mittelmeerart *Cerianthus membranaceus* Haime gearbeitet. Haime (1854) fand in der 'Leibeshöhle' bewimperte Larven, die nicht grösser waren als die grössten Eier in den Mesenterien. Er gibt an, dass er trotz grosser Vorsichtsmassnahmen die Larven nicht länger als einige Tage am Leben erhalten konnte. Furchungsstadien hat er nicht beobachtet.

Kowalewsky (1873) sagt, er habe keine Entwicklungsstadien in der Leibeshöhle von *Cerianthus membranaceus* gefunden. Eine Ursache dafür, dass er keine Larven im Gastrocoel erhielt, liegt nach ihm selbst darin, dass es ihm nicht gelang, während der Fortpflanzungszeit ganze Individuen zu bekommen, sondern nur Stücke des vorderen Körperendes. Obgleich diese fertile Mesenterien enthalten, geben sie keine Geschlechtsprodukte ab. Während seines zweijährigen Aufenthalts in Neapel bekam Kowalewsky indes bei zwei Gelegenheiten reife Eier, die sich ausserhalb des Körpers des Muttertiers furchten. Eine Übersetzung des russischen Textes gibt folgende Tatsachen an: Das Ei von *Cerianthus membranaceus* macht totale Furchung durch, und schliesslich entsteht eine verhältnismässig grosse Blase, deren Wandungen aus einer Lage Zellen bestehen, die eine Furchungshöhle umgeben. Die Zellen der Blase sind zylindrisch, die Kerne liegen in der Zellperipherie. Im Zentrum finden sich kleine Fettkugeln. Vier bis sechs Stunden nach der Eiabgabe ist die Furchung beendet, und die Invagination beginnt. Diese konnte Kowalewsky nicht verfolgen. Sie erfolgte in der Nacht, und

am folgenden Morgen fand sie KOWALEWSKY schon abgeschlossen. Siehe KOWALEWSKY, 1873, Fig. 3. Nach der Invagination treten sowohl an den Ekto- als an den Entodermzellen Flimmerhärchen auf. Soweit KOWALEWSKY. Die totale Furchung führt bei *Cerianthus membranaceus* also offensichtlich zu einer Coeloblastula. Entodermbildung durch Invagination ist sehr wahrscheinlich, wenn sie auch von KOWALEWSKY nicht verfolgt werden konnte. Weiter unten werde ich auf seine Untersuchungen zurückkommen.

Cerianthus membranaceus ist dank KOWALEWSKYS Arbeit die einzige Ceriantharie, deren frühe Entwicklung bekannt ist. Die planktonische Larve ist schon von BUSCH (1851) unter dem Namen *Dianthea nobilis* beschrieben worden. Aus KOWALEWSKYS Untersuchungen geht hervor, dass *Dianthea nobilis* mit der Larve von *Cerianthus membranaceus* identisch ist.

Bei den Ceriantharia sind Larvenstadien, Cerinula-Larven und ältere, von VAN BENEDEN (1891 und 1898), CARLGREN, (1906, 1912, 1924 und 1931), GOETTE (1898) und anderen untersucht worden.

Man kennt eine grosse Anzahl planktonische Ceriantharienlarven. Ihre adulten Bodenformen sind indes nicht sicher bekannt. Die Larven haben deshalb ihre eigene Systematik. Die Anzahl beschriebener Larvenarten ist grösser als die Zahl der aufgestellten benthalen Ceriantharienarten. In gewissen Fällen hat man Zusammenhang eines gewissen Larventypus und einer Bodenform angenommen. Diese Annahme hat man im allgemeinen auf mehr oder weniger grosse Übereinstimmung in der geographischen Verbreitung zwischen der planktonischen und der benthalen Form gestützt (VAN BENEDEN, 1898).

Um Gewissheit über den Zusammenhang der Larvenformen mit den Bodenformen zu gewinnen, muss man entweder die Entwicklung vom Ei bis zu den planktonischen Larvenstadien verfolgen oder durch Züchtung der planktonischen Formen ihr Wachstum studieren, bis die Metamorphose erfolgt ist und die systematischen Charakterzüge der Benthalformen sich ausdifferenziert haben. Beide Wege sind von mehreren Zoologen beschritten worden. Die erste Methode gibt nicht nur Antwort auf die Frage, wohin eine planktonische Ceriantharienlarve im System zu stellen ist, sondern liefert auch einen Beitrag zur Kenntnis der Embryologie der Ceriantharien, die wegen der Schwierigkeit, geeignetes Material zu erhalten, höchst unvollständig bekannt ist.

Besser kennt man die Entwicklung einer Anzahl Aktinien. Die besten Ergebnisse hat man hier bei den Gattungen *Urticina* (APPELLÖF, 1900), *Edwardsia* (WIETRZYKOWSKI, 1914) sowie *Adamsia* und *Bolocera* (GEMMILL, 1920 und 1921) erhalten. Siehe PAX, 1934.

Wegen des ziemlich gleichartigen Aussehens und des kurzen frei

schwimmenden Stadiums der Aktinienlarven hat man sich für den Zusammenhang zwischen Larven- und Bodenformen weniger interessiert wie bei den Ceriantharien. Bei Aktinien hat man übrigens schon früh infolge der geringeren Empfindlichkeit des embryologischen Materials nach Furchung bekannter Eier mehrere freischwimmende Larvenformen erhalten können.

Bei einer Reihe Aktinien sind andere Teile der Fortpflanzungsbiologie, wie z. B. Laichen, Befruchtung, die verzögerte Plasmafurchung und die rasche Keimblattbildung, von grösserem Interesse.

Über die Embryonalentwicklung der nordischen Ceriantharien — *Cerianthus lloydii* Gosse, *Pachycerianthus multiplicatus* Carlgren, *Arachnanthus sarsi* Carlgren und *Botrucnidifer norvegicus* Carlgren — sind keine Untersuchungen vorgenommen worden. Von diesen Ceriantharien finden sich an der schwedischen Westküste *Cerianthus lloydii* und *Pachycerianthus multiplicatus*. Die Entwicklung bei diesen beiden wird hier in erster Linie behandelt werden.

SPEZIELLER TEIL

I. Material und Methodik.

Auf der Zoologischen Station Kristineberg konnte ich das meiste embryologische Material erhalten, welches in dieser Arbeit behandelt wird. Von dieser Station wurde kontinuierlich Material von *Cerianthus lloydii* von dem Fundort Dynan an dem Schäreninselchen Vestinskären im äusseren Schärengürtel von Lysekil aus einer Tiefe von 80—100 m geholt. Der Boden besteht hier aus Lehm. Ein anderer ergiebiger Fundort für *Cerianthus lloydii* sind die Nordströmmarna. Hier kommt *Cerianthus* in 7—8 m Tiefe vor. Der Boden besteht aus Schalensand.

Das Material von *Pachycerianthus multiplicatus* wurde aus dem inneren Teil des Gullmarfjords, dem Bredungen, geholt. *Pachycerianthus* kommt dort auf einem *Brissopsis-Chiajei*-Boden vor, wo die Tiefe ca. 35 m beträgt.

Sagartia troglodytes, *Sagartiogeton undatus* und *Halcampa duodecimcirrata* wurden hauptsächlich von Schalentrümmerboden (7—8 m Tiefe) in den Nordströmmarna erhalten. Von diesen Aktinien hat *Sagartia troglodytes* das reichste embryologische Material geliefert. Die Tiere sind in den Nordströmmarna im Schalensand eingegraben oder an Schalen befestigt.

Wiederholt wurde mir Gelegenheit gegeben, das Fahrzeug »Skagerak» der Hydrographisch-Biologischen Kommission auf Untersuchungsfahrten im Skagerak und Kattegatt zu begleiten. Dabei wurde ein grosses Material gesammelt, hauptsächlich von *Cerianthus lloydii*.

Dank gütigem Entgegenkommen von Herrn Fil. Lic. H. Höglund und Herrn Fil. Dr. A. Molander durfte ich die Planktonproben des Laboratoriums für Seefischerei in Lysekil aus den Jahren 1936—39 durchgehen, die aus dem Kattegatt, dem Skagerak und den Fjorden der Westküste stammen.

Das beste Gerät, um Bodenformen der hier behandelten Arten zu fangen, ist zweifellos ein schwerer Ring mit Netz von ca. 1 m Durchmesser. Ohne diesen kann man zum Beispiel nicht damit rechnen, ganze Exemplare von *Pachycerianthus* zu bekommen, der 30—50 cm tief im Lehm verankert ist. Der Ring ist auch auf Sandböden anwendbar, doch ist hier eine bedeutend längere Trosse erforderlich. Hensens Eiernetze und Ringnetz von 1 m Durchmesser, Seidengaze Nr. 4, 6 und 12, wurden

zum Fang freischwimmender Stadien verwendet. Das Helgoländer Scherbrutnetz erwies sich als besonders wertvoll für den Fang älterer *Synarachnactis*-Larven. Mit den genannten Netzen wurden gewöhnlich sog. Stufenfänge gemacht. Verschliessbare Ringnetze wurden benutzt, um die Vertikalverbreitung der *Synarachnactis*-Larven zu ermitteln.

Die Kattegatt-Funde von *Cerianthus lloydii* und *Pachycerianthus multiplicatus*, die auf Karte 1, S. 228 eingetragen sind, werden mit freundlicher Erlaubnis des Naturhistorischen Museums in Gotenburg veröffentlicht.

Zuerst mussten die Fortpflanzungszeiten für die hier behandelten Arten festgestellt werden. Unmittelbar vor oder bei Beginn der Fortpflanzungszeit wurden die fertilen Tiere in Aquarien der Station verbracht. Bei den langen Transporten von *Pachycerianthus*-Material aus dem inneren Teil des Gullmarfjords nach der Station zu Zeiten, wo die Temperatur des Oberflächenwassers und der Luft hoch ist, ist abgekühltes Wasser (9—10°) von 32—33 ‰ Salzgehalt erforderlich. Das *Pachycerianthus*-Material wurde auf der Station in ein geräumiges Kühlaquarium (ca. 3 m^3) gelegt, wo die Temperatur entsprechend den Verhältnissen an den natürlichen Laichstellen geregelt werden konnte. Für das übrige Material sind nicht so grosse Aquarien erforderlich wie für *Pachycerianthus*. Bei sämtlichen hier behandelten Arten erzielt man die besten Resultate, wenn die Geschlechtsprodukte ohne irgendwelche Eingriffe in den Aquarien abgegeben werden. Es ist praktisch ausgeschlossen, durch Aufschlitzung der Gonaden grössere Mengen Eier in befruchtungsfähigem Zustand zu erhalten. Eine erfolgreiche künstliche Befruchtung ist hier, wie bei vielen anderen marinen Evertebraten mit Ausnahme der Echinodermen, schwer durchführbar. Unter erfolgreicher künstlicher Befruchtung wird hier eine solche verstanden, nach der die Entwicklung normal verläuft.

Um die Intensität der Eiabgabe zu steigern, wurde in gewissen Fällen mit Erfolg die Temperatur der Laichaquarien um 2° über das Normale erhöht. Ein solches Verfahren erwies sich als zweckmässig, wenn ich gleichzeitig mit einem grossen Eiermaterial zu arbeiten wünschte.

Das Aquariummilieu muss gewisse Forderungen erfüllen, wenn es überhaupt gelingen soll, eine spontane Abgabe von Geschlechtsprodukten zu erreichen. Insbesondere gilt dies für Arten aus tieferem Wasser. So erheischte das *Cerianthus*-Material von Dynan (80—100 m) gewisse Vorsichtsmassregeln.

In Normaljahren findet das Laichen bei *Cerianthus lloydii* im Winter statt. Die Bodentemperatur an den Laichstellen hält sich dann zwischen 5 und 7°. Die Oberflächentemperatur ist dagegen bedeutend niedriger.

Schon während der Heraufbeförderung aus diesen Tiefen erfolgt eine störende Abkühlung. Wenn dann die Tiere in die Aquarien gebracht werden, zeigt sich, dass sich das Bodenwasser von 5—6° Temperatur, welches im Winter in die Salzwasserleitung der Aquarien eingesaugt wird, beim Transport durch die kalten Oberflächenschichten und im Wasservorrat auf 1—2° abgekühlt hat. Deshalb ist eine Vorwärmung des Aquariumwassers auf ca 6° notwendig.

Röhrenbauende Ceriantharien brauchen in den Aquarien ein Bodenmaterial, in dem sie sich festsetzen können. Arbeitet man mit Lehmböden, so muss man das Bodenmaterial sterilisieren, um die Gefahr von Bakterien- und Infusorieninfektionen zu vermindern. Wenn bei *Cerianthus lloydii* Infektionen in den Lehmröhren auftreten, kann man die Tiere zweckmässig aus den alten Röhren nehmen und sie neue aus sterilisiertem Material bauen lassen. Damit neue Röhrenbildung stattfinden kann, ist erforderlich, dass die aborale Körperpartie völlig unverletzt ist. Da die Röhrenbildung — bei älteren Individuen — 1 bis 2 Wochen beansprucht, muss man darauf sehen, dass sie rechtzeitig vor Eintritt der Fortpflanzungszeit abgeschlossen ist. Während der Röhrenbildung ist die Nahrungsaufnahme gewöhnlich erschwert, und es hat sich herausgestellt, dass eine Hungerperiode vor völliger Reifung der Eier verhängnisvoll sein kann. Bei *Cerianthus lloydii* ist es gewöhnlich nicht zweckmässig, mit der Aufnahme der Tiere in die Aquarien zu warten, bis das Laichen an den natürlichen Laichplätzen in vollem Gange ist. Die Störungen im Zusammenhang mit dem Übergang zum Aquariumleben sind dann offenbar zu gross, als dass die Tiere entwicklungsfähige Eier liefern könnten.

Während der Zeit vor der Geschlechtsreife muss man dafür sorgen, dass den Tieren geeignete Nahrung zur Verfügung steht. Auch Arten wie *Pachycerianthus multiplicatus* und *Sagartia troglodytes*, die während der Fortpflanzungsperiode selbst ins Aquarium verbracht werden können, muss man Nahrung zuführen, um eine gute Eiabgabe zu sichern. Da der Gehalt des Leitungswassers an Planktonten sehr gering ist, muss man deshalb den Aquarien täglich Plankton zusetzen. Für den Nahrungsbedarf der Ceriantharien eignet sich copepodenreiches Plankton vortrefflich. Unterbleibt die Nahrungszufuhr, so kommt der Reifungsprozess der Oocyten in den Mesenterien zum Stillstand. Bei langer Unterbrechung der Nahrungszufuhr kann bei *Pachycerianthus* Resorption von Oocyten eintreten.

Die Abhängigkeit der hier behandelten Arten von den Temperaturverhältnissen während der Fortpflanzungszeit ist ziemlich ungleich. Die Temperaturanforderungen werden bei den einzelnen Arten behandelt.

Hervorzuheben ist, dass man die Aquarien verdunkeln muss, um ein

normales Laichen in ihnen zu gewährleisten. Namentlich gilt dies für die beiden Ceriantharien. Eine totale Verdunkelung ist indes nicht einmal für diese zu empfehlen. Bei *Sagartia troglodytes*, welche in relativ flachem Wasser lebt, kommt es nicht so genau auf die Lichtverhältnisse an. Bei *Sagartia* kann Laichen in Aquarien auch bei vollem Tageslicht stattfinden.

Aus den Laichaquarien werden befruchtete Eier in Glasschalen verbracht, wo die weitere Entwicklung stattfindet. Das Wasser, dessen Salzgehalt und Temperatur den Bedürfnissen der betreffenden Art angepasst wurde, wurde mit einem Berkefeld-Filter filtriert. Als Umrührer diente unter anderm ein von Browne konstruierter, von H. W. Harvey veränderter Typus mit sog. Tauchplattenglas. Vgl. Abderhalden, Handb. der biol. Arbeitsmethoden, 9:5, S. 539. Während der Furchungen sind gewisse Stadien äusserst empfindlich gegen die Wasserzirkulation. Diese muss deshalb während der frühesten Entwicklung bis zur Gastrulation schonend angeordnet werden oder ganz unterbleiben.

Die Befruchtung und die früheste Entwicklung lebenden Cerianthariennaterials wird am besten in einer Kühlkammer studiert, die auf einer Glasscheibe aufmontiert ist. Die Abkühlung erfolgt einfach mittelst Durchströmung von Eiswasser aus einer Thermosflasche.

Bei der Untersuchung des jungen, empfindlichen Materials von Ceriantharien ist ein Wärmefilter für die Lichtquelle von grossem Wert.

In gewissem Umfang fand Vitalfärbung von Eiern und Embryonen statt. Brillantkresylblau und Gentianaviolett sind die beiden Vitalfarbstoffe, von denen ich den grössten Nutzen hatte. Bei Untersuchung der Entwicklung und Verteilung der Geschlechtsfollikel in den Mesenterien hat Mayers Methylgrünfärbung (mit Eisessig und Osmierung, Romeis, 13. Aufl., § 737) ausgezeichnete Übersichten gegeben. Ausstrichpräparate von Sperma wurden mit Osmiumdämpfen fixiert und mit Gentianaviolett gefärbt (Romeis, § 1772).

Die Untersuchung von Nesselzellen wird in hohem Grade durch Verwendung einer schwachen Essigsäurelösung (0,1 %) begünstigt, welcher Gentianaviolett zugesetzt wird.

Bei einer derartigen Untersuchung muss natürlich die Schnittmethode eine wichtige Rolle spielen. Im Verlauf der Arbeit wurden verschiedene Fixierungsflüssigkeiten ausgeprobt, von Bouins über Müllers Flüssigkeit bis zu Zenkers. Die Zenker-Fixierung erwies sich für dieses Material als ausgezeichnet, nicht nur bei Eiern, sondern auch bei Larven und voll ausgewachsenen Stadien. Für spezielle Zwecke (Fett, Cilien usw.) wurden Osmiumfixierungen und Hermanns Flüssigkeit benutzt.

Embryonales Material bis zur Stomodaeumbildung wird am sichersten ohne vorhergehende Betäubung fixiert. Bei älteren freischwimmenden

Larven und festsitzenden Stadien erzielt man ein gutes Betäubungsresultat mit Phenylurethan oder Kokain. Das in der Aktinien- und Ceriantharien-Literatur als Betäubungsmittel empfohlene Magnesiumsulfat ist unanwendbar, wenn man Anforderungen an die Beschaffenheit des Ektoderms nach der Betäubung stellt.

Die Schnitte wurden im allgemeinen mit Heidenhains Eisenhämatoxylin und Pikrofuchsin doppelt gefärbt. Schnitte mit Richtungsspindeln und Richtungskörpern wurden in mehreren Fällen erfolgreich mit Gentianaviolett gefärbt.

Das geschnittene und lebende embryologische Material, welches untersucht wurde, wurde nur teilweise durch Aquariumversuche erhalten. Wie grosse Sorgfalt man auch auf das Aquariummilieu verwendet, kann dieses doch auf die Dauer nicht dasselbe sein wie das Milieu an den natürlichen Laichstellen. Deshalb ist es eine unabweisbare Notwendigkeit, dass man parallel mit den Aquariumversuchen in möglichst grossem Umfang das Material an den natürlichen Fundorten und, was freischwimmende Stadien anlangt, Plankton zu verschiedenen Jahreszeiten untersucht. Nur dadurch erhält man eine gewisse Gewähr, dass Anomalien infolge eines langen Aquariumlebens ausgeschieden werden.

II. Cerianthus lloydii Gosse.

1. Oogenese.

Anlegung. Bei *Cerianthus lloydii* sieht das Entoderm der Mesenterien in geschnittenem Material oberflächlich wie ein lockeres Netzwerk aus (Taf. 1, Fig. 1—5). Bei geschlechtsreifen oder fast geschlechtsreifen Tieren sind die ursprünglich zylinderförmigen Entodermzellen unter anderm durch eine Ölaufspeicherung stark verändert. Diese Formveränderung der Entodermzellen lässt sich gradweise beobachten, wenn man Mesenterien von relativ jungen, festsitzenden Tieren untersucht. Hier findet man alle Übergänge von der zylinderförmigen plasmareichen Entodermzelle bis zu der immer stärker formveränderten ölreichen. Am besten kann man diesen Übergang an den Teilen des Mesenteriums studieren, die der Körperwand nahe liegen.

Bei mit Alkohol behandeltem Schnittmaterial treten die Zellgrenzen gegen die Mittellamelle sehr undeutlich hervor. Die plasmareichen Teile der Entodermzellen mit den Kernen sind nach der Oberfläche des Epithels verschoben. Der netzwerkartige Charakter in dem Gebiet zwischen dem Epithelrand und der Mittellamelle wird stark durch die Fortsätze verstärkt, die von der Mittellamelle nach dem Epithel ausgesandt werden.

Bei einige Jahre alten Tieren findet man während der Sommermonate in dem genannten lockeren Netzwerk Kerne, welche auffallend den rundlichen Kernen im Epithelrand gleichen. Es scheint wirklich in der Hauptsache Kernmaterial (Chromatinfärbungen) in den runden Körpern zu sein, die längs den Maschen nach der Lamelle wandern. Das Cytoplasmamaterial tritt bei *Cerianthus* während der Einwanderung stark zurück. Näher der Mittellamelle kann der Zellcharakter deutlicher hervortreten. In unmittelbarer Berührung mit der Mittellamelle liegen zu derselben Zeit und bei demselben Tier Zellen, die mit ihren grossen angeschwollenen Kernen nur als junge Oocyten gedeutet werden können. Schnittserien aus der Anlegungsperiode scheinen durchweg darauf hinzudeuten, dass die Oocyten bei *Cerianthus lloydii* zum Entoderm gehören.

Oft findet man schon bei diesen jungen Oocyten, dass die Kerne exzentrisch liegen (Taf. 1, Fig. 8; Taf. 2, Fig. 1). Die Mittellamelle umschliesst die Oocyten noch nicht. In der folgenden Periode vermehrt

sich das Cytoplasma der Oocyten rasch. Diese etwas älteren und plasmareicheren Oocyten sinken in die Lamelle hinein. Es ist vor allem der plasmareiche Teil der Oocyte, welcher in die Stützlamelle eingebettet wird, während der angeschwollene Kern — das Keimbläschen — sich nach dem Epithel vorwölbt (Taf. 2, Fig. 1). Die Oocyten liegen noch spärlich längs der Lamelle, und eine Aufnahme von Nachbaroocyten konnte hier nicht konstatiert werden. Vgl. Hydroiden, Wilson, 1900.

Äusserst sparsam kommen bei *Cerianthus lloydii* Zellenelemente in der Mittellamelle vor (Taf. 2, Fig. 1). Diese in der Lamelle seltenen Zellen hielt von Heider (1879) für Keimzellen. Wahrscheinlich stammen auch diese in der Lamelle eingeschlossenen Zellen von dem entodermalen Epithel. Sie werden unten in dem allgemeinen Kapitel über die Geschlechtszellen besprochen (S. 193).

Ernährung. Die Nahrungsaufspeicherung in den Oocyten, die so stark im Spätsommer und Herbst hervortritt, scheint bei *Cerianthus* nicht von diesen Zellelementen abhängig zu sein. Vgl. *Pachycerianthus*, S. 145. Wegen der Dotterbildung siehe auch *Pachycerianthus*, S. 143. Den wachsenden Oocyten, die an der Mittellamelle verankert sind und weit in das ölreiche Entoderm hineinreichen, muss die nächste Umgebung ausgezeichnete Ernährungsmöglichkeiten bieten. Die fertige Oocyte enthält auch ein stark ölhaltiges Deutoplasma.

Für Aktinien hat man behauptet, dass die Eizelle eine eingesenkte Epithelzelle sei, deren oberer veränderter Teil während der ganzen Wachstumsperiode der Oocyte in nutritiver Verbindung mit der Epithelfläche stehe (Hertwig, 1879). Die Oocyten von *Cerianthus lloydii* stehen während des Wachstums nicht in einer solchen ununterbrochenen Plasmaverbindung mit dem Epithel. Die jüngsten Oocyten haben anfangs überhaupt keine plasmatische Verbindung mit dem Epithelrand selbst. Bisweilen findet man bei jungen Oocyten um das Keimbläschen eine Plasmakalotte, die in der Richtung nach dem Epithel ausgezogen ist (Taf. 2, Fig. 1, *ck*).

Bei älteren Oocyten dagegen, welche von Mesogloeaelementen umgeben sind und etliches Deutoplasma haben aufspeichern können, trifft man zwischen den Keimbläschen der Oocyten und dem Epithel einen Verbindungsstrang an, der bei geschnittenem Material ungemein stark von Eisenhämatoxylin gefärbt wird. Derselbe kann 15—20 μ breit sein, und wo er das Epithel erreicht, ist dieses eingebuchtet (Taf. 1. Fig. 2 und 5). Der auf Taf. 1, Fig. 5 sichtbare Verbindungsstrang kann nicht als der obere Teil der eingesenkten, zur Eizelle organisierten Epithelzelle aufgefasst werden, was O. und R. Hertwig hinsichtlich des sog. Fadenapparats bei Aktinien mit starken Gründen annehmen. Vgl. Allg. Teil, S. 195.

Aus Schnittserien scheint hervorzugehen, dass die jüngsten Oocyten durch das stark exzentrisch liegende Keimbläschen rasch Kontakt mit einer oder mehreren Epithelzellen bekommen. Mesogloeaelemente der Mittellamelle umgeben den grösseren Teil der Oocyten. Während der Wachstumsperiode liegen diese Fäden dicht an der Oocytenmembran, während sie bei fertigen Oocyten eine homogene Schicht bilden, die am stärksten um den Teil der Oocyte ist, welcher der Mittellamelle zugekehrt ist. In einer kleineren Partie längs der Eiperipherie bilden die Mesogloeaelemente keine zusammenhängende Schicht. Dies ist das Gebiet, wo sich das Keimbläschen dem Epithel nähert. Auf Querschnitten sieht man, wie Mesogloeafäden die Eimembran verlassen und zwischen die Epithelzellen hinauslaufen.

Ich bin der Ansicht, dass bei *Cerianthus* mehrere Epithelzellen bei Entstehung der Verbindung zwischen der wachsenden Oocyte und der Epithelfläche mitwirken. In einigen Fällen hat man Kerne in dem Verbindungsstrang gefunden. Derselbe enthält oft Plasma von fadenförmiger Struktur. Die Fadenstruktur in einem Fall wie diesem deutet darauf hin, dass hier ein Transport stattfinden kann. Vgl. Hertwig, 1879; Monné, 1942. Ich halte es für wahrscheinlich, dass die Oocyte durch diesen Strang während eines Teiles der Wachstumsperiode nutritives Material von dem von der Nährflüssigkeit in dem Gastrocoel umspülten Epithel erhält. Dass der Strang lediglich die Aufgabe haben sollte, der Oocyte als Befestigung zu dienen, ist wenig wahrscheinlich, zumal seit man gefunden hat, dass die Lamelle und ihre Fortsätze eine äusserst effektive Verankerung für die Oocyten bedeuten.

Der Verbindungsstrang der *Cerianthus*-Oocyte mit dem Epithel scheint also seiner Entstehung nach von dem sog. Fadenapparat gewisser Aktinien verschieden zu sein, aber wahrscheinlich funktionell mit ihm übereinzustimmen. Der Name »Fadenapparat« entspricht wohl im wesentlichen der bei anderen Evertebraten (z. B. Anneliden, Echinodermen) angewandten Bezeichnung »Eistiel«. Die letztere Benennung bezieht sich offenbar auch gewöhnlich auf den schaftartigen Teil der eingesenkten, sich zur Oocyte entwickelnden Epithelzelle. Keiner der genannten Ausdrücke ist vielleicht eine geeignete Benennung für den Verbindungsstrang bei *Cerianthus lloydii*. Wünscht man die Ernährungsfunktion hervorzuheben, so wäre vielleicht *Trophorhachis* oder besser *Trophonema* ein passenderer Terminus für solche Eistränge, ohne Rücksicht auf ihre Bildung.

Ein gut entwickelter Nährstrang, wie er oben beschrieben wurde, ist bei *Cerianthus lloydii* im Spätsommer und Herbst vorhanden, wo die Oocyten, welche im folgenden Winter fertig werden, rasch wachsen. Untersucht man Mesenterien im Januar, so findet man, dass das Grössenwachstum der Oocyten nahezu abgeschlossen ist. Noch immer

fest in der Lamelle verankert, haben die Oocyten während der Wachstumsperiode immer mehr das Gebiet zwischen der Lamelle und der Epithelfläche ausgefüllt, und ihre Keimbläschen berühren nun fast den Mesenterialrand (Taf. 1, Fig. 4). Von einem Nährstrang (Trophonema) kann man nun also nicht sprechen. An der Stelle, wo der Nährstrang früher das Epithel erreichte, ist zwischen dem Keimbläschen und der Mesenterialfläche eine Platte eingeschoben, die aus einer Reihe schmaler Epithelzellen mit grossen Kernen besteht (Taf. 2, Fig. 3). Diese Epithelzellen divergieren gegen die Oocytenmembran, die in der Mitte der Epithelplatte mit der Kernmembran verschmolzen ist.

Die Epithelplatte hat grosse Ähnlichkeit mit der »Zellenkrone«, die für die Scyphomeduse *Pelagia noctiluca* von O. und R. Hertwig (1879) sowie von Claus (1883) beschrieben worden ist. Korschelt und Heider bilden im »Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte« (1902) ein Ei von *Adamsia rondeleti* mit einem sog. Zellenpolster ab. Dieses wird als ein differenzierter Epithelteil mit ernährender Funktion aufgefasst. In den beiden angeführten Beispielen ist das Wachstum der Oocyten weit vorgeschritten. Darüber, wie sich die Verhältnisse in einem bedeutend früheren Stadium gestalten, werden keine Angaben gemacht. Bei mehreren Aktinien werden jedoch die reifenden Oocyten ganz von einer Entodermlamelle umgeben, die sich in das Gastrocoel hineinwölbt. Die Einzelheiten stimmen deshalb nicht ganz mit denen überein, die man bei *Cerianthus lloydii* oder anderen Ceriantharien findet. Bei diesen wölbt sich nicht einmal die fertige Oocyte nennenswert in das Gastrocoel hinein.

Unmittelbar bevor die fertige Oocyte das Mesenterium verlässt, findet man sie noch in der Mesogloeahülle, welche früh die junge Oocyte umgab. Die Oocytenmembran hat sich nun gewöhnlich von dem Mesogloearing gelöst. Die fertige Oocyte ist nur am Mesenteriumrand befestigt, wo die Oocytenmembran und die Kernmembran dicht aneinander liegen. Dies zeigen Schnittserien durch fertile Mesenterien aus dem Februar. Die oben erwähnte Epithelplatte ist nun zusammengedrückt, und von ihren grossen Zellkernen ist selten eine Spur zu bemerken (Taf. 3, Fig. 1 und 6).

Sowohl auf Schnitten als auch beim Freipräparieren findet man oft, dass die Oocyten, deren Keimbläschen in Auflösung begriffen sind, frei in dem dünnen mesogloealen »Follikel« liegen, ausser gerade in dem Gebiet der Oocytenperipherie, wo sich die Kernauflösung vollzieht (Taf. 3, Fig. 6). Frei von der Mesogloeahülle wölbt die Oocyte den Mesenteriumrand leicht empor, dessen dünnes membranöses Epithel sich auflöst. Unter starker Formveränderung gleitet die Oocyte dann in das Gastrocoel.

Bei *Cerianthus lloydii* finden sich in den Mesenterien keine Öffnungen,

die als weibliche Geschlechtsöffnungen gedeutet werden könnten. Man hat früher (Hertwig, 1879; Pax, 1925) geltend gemacht, dass die sog. Nährapparate (»Fadenapparat« und ähnliche) bei den Aktiniarien ursprünglich Anlagen von Geschlechtsöffnungen gewesen seien. Wenn man auch bei *Cerianthus lloydii* nicht von Öffnungen in den Mesenterien sprechen kann, bevor die Oocyten in das Gastrocoel geglitten sind, so kann man doch oft konstatieren, dass die Oocyten das Mesenterium in unmittelbarer Nähe der Stelle verlassen, wo sich der Nährstrang oder im späteren Stadium der Oogenese die Nährplatte einmal befunden hat. Es ist auch bei *Cerianthus* offenbar, dass die fertige Oocyte das Entodermepithel derselben Seite verlässt, von dem sie vor reichlich einem halben Jahr als Keimzelle gekommen ist. Eine Durchwanderung der Mittellamelle kommt nicht vor.

Bei Oocyten, welche fertig sind, das Mesenterium zu verlassen, ist die Kernmembran beinahe aufgelöst. Der Nucleolus ist indes in solchen Oocyten noch vorhanden. Oocyten mit mehr als einem Nucleolus sind bei *Cerianthus lloydii* selten. Während der Auflösung des Keimbläschens wird der Nucleolus stark vakuolisiert. Während er sich noch in der Oocyte befindet, tritt das Gebiet um ihn mit bedeutend dichterer Struktur hervor als die übrigen Teile der Oocyte, wo nun das Grundcytoplasma stark gegenüber den Deutoplasmaauflagerungen zurücktritt. Die dichte Struktur wird in dem Gebiet angetroffen, wo früher das Keimbläschen gelegen hat. Wenn sich das Ei aus dem Mesenterium gelöst und die Bildung von Richtungskörpern stattgefunden hat, findet man nicht mehr einen so deutlichen Strukturunterschied zwischen den beiden Polen des Eies.

Reduktion. Die Bildung von Richtungskörpern geschieht erst, nachdem die Oocyte das Mesenterium verlassen hat (Taf. 3, Fig. 2, 3, 4, 8 und 9). Die Anlegung von Richtungsspindeln und die Abschnürung von Richtungskörpern folgt in raschem Tempo. Will man eine Vorstellung vom Verlauf der Reduktionsteilung gewinnen, so muss man die freien Oocyten im Gastrocoel und die Eier untersuchen, wenn sie das Gastrocoel des Muttertiers verlassen. Lässt man die Eier einige Zeit im Aquarium umherschwimmen, so bekommt man weder Richtungsspindeln noch Richtungskörper zu sehen.

Wie schon bemerkt, liegt der Kern der Oocyte an der Oocytenmembran. Deshalb ist es natürlich, dass man die Richtungsspindeln peripher antrifft. Nach Färbung mit Gentianaviolett treten sie stark hervor, wie aus Taf. 3, Fig. 2 ersichtlich ist. Textfig. 1 zeigt eine Oocyte mit der ersten Richtungsspindel in Kontakt mit der etwas plasmareicheren Peripherie. Auf derselben Textfigur sieht man bei *B* zwischen den

Fäden der Spindel und der Eimembran besser einen Teil dieser plasmareicheren Zone, die unten Ektoplasma (*ekp*) genannt wird. Wo die Spindel diesen Teil berührt, findet die erste Ausbuchtung statt. Nach dem ausgebuchteten Plasma wandern die Chromosomen, und die ursprüngliche Ausbuchtung rundet sich immer mehr ab. Sobald der Richtungskörper abgeschnürt ist, liegt das Chromatin zentral und hat seinen Chromosomencharakter verloren. Das Plasma, welches im Richtungskörper enthalten ist, ist das zunächst der Eimembran liegende, dichte Cytoplasma, das sog. Ektoplasma. Deutoplasma wandert gewöhnlich nicht mit in die Richtungskörper.

Bei Anlegung der zweiten Richtungsspindel löst sich gewöhnlich der erste Richtungskörper von der Oocyte zweiter Ordnung ab, wenn er nicht

A *B*

Fig. 1. *Cerianthus lloydii.* Erste Richtungsspindel in Anlegung. *A* Vergr. 150 ×. *B* Vergr. 1300 ×.

bereits vorher abgefallen ist. Hat sich der erste Richtungskörper von der Eimembran gelöst, so kommt es vor, dass man eine Grube in ihr findet, wo der Richtungskörper gesessen hat. In diese flache Vertiefung kommt bald der Richtungskörper Nr. 2 zu liegen. Auf Taf. 3, Fig. 4 sieht man einen Richtungskörper, der mit einem Stiel von fadenförmiger Struktur an dem Ei festsitzt. Diese Fäden, welche zweifellos Reste der Spindel sind, lassen sich in den Richtungskörper hinein nach der Chromatinanhäufung verfolgen. Das Chromatin des Eies ist bereits in einem Vorkern (*ruk*) angesammelt (Taf. 3, Fig. 4).

Die Richtungskörper sind etwas kleiner als die Nucleolen der Oocyten während des letzten Stadiums der Wachstumsperiode (Taf. 3, Fig. 8; Textfig. 2). Zwischen den beiden Richtungskörpern konnte ich keinen nennenswerten Grössenunterschied bemerken. Die Richtungskörper sinken gewöhnlich auf den Boden der Schalen, während das reduzierte Ei ebenso wie das nichtreduzierte schwimmt. Die Richtungskörperchen enthalten ja auch kein Deutoplasma, welches bei *Cerianthus* durch seinen Ölgehalt dem Ei seine grosse Schwimmfähigkeit verleiht.

Angestellte Versuche mit Befruchtung von Richtungskörpern misslangen. Nach 1—2 Tagen lösen sich die Richtungskörper gewöhnlich auf.

Während der Reduktionsteilung treten bisweilen Störungen des nor-

malen Verlaufs auf, oft infolge von Temperaturveränderungen. So kann es geschehen, dass der Richtungskörper auf einen langen Ooplasmastiel zu sitzen kommt. Das Ei erhält dann oft längliche Form. Allerdings kommt es vor, dass das Ei seine normale Form wieder annimmt, und dass der Richtungskörper dabei in normaler Weise in unmittelbare Nähe des Eies rückt. Solche Eier pflegen sich indes nicht zu entwickeln, sondern lösen sich nach einigen Tagen auf.

Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, erfolgt also die Reduktion durch eine normale mitotische Reduktionsteilung. Diese findet statt, sobald die Eier das Mesenterium verlassen haben. Dass die Eireife mit einer normalen Mitose verbunden ist, wird deshalb hervorgehoben, weil

A *B*

Fig. 2. *Cerianthus lloydii.* Richtungskörper, am Ei festsitzend. *A* Vergr. 150 ×. *B* Vergr. 1200 ×.

die Reduktionsteilung bisher bei Ceriantharien nicht studiert werden konnte. Trotz leichter zugänglichem Untersuchungsmaterial gilt dies auch für die Aktinien. Über die Reduktionsteilung siehe ferner Allg. Teil, I:1, Geschlechtszellen, S. 198.

Das reife Ei. Das Ei von *Cerianthus lloydii* hat im Wasser bei auffallendem Licht schwach olivgrüne Farbe. Die Eier schweben, wenn sie das Muttertier verlassen, und verbleiben während der weiteren Entwicklung in schwimmendem Zustand. Bei den reifen Eiern kann man gewisse Grössenvariationen beobachten. Nachstehend folgen die Ergebnisse einiger Messungen reifer Eier. Die Ziffern bezeichnen den Eidurchmesser, ausgedrückt in Skalateilen. Jeder Skalateil beträgt 0,022 mm.

A. 9, 10, 10, 10, 10, 10,5, 10,5, 11, 11, 11, 11, 12.
Mittelwert 10,5 = 0,231 mm.

B. 10,5, 10,5, 11, 11, 11, 11, 11, 11, 11, 12.
Mittelwert 11 = 0,242 mm.

C. 10, 10, 10,5, 11, 11, 12, 13, 14.
Mittelwert 11,4 = 0,25 mm.

Die *A*- und *B*-Serien stammen aus den Stömmarna, die *C*-Serie von dem Fundort Dynan.

Die grössten Eier wurden von Individuen aus 70—100 m Tiefe erhalten. Auf dem flachen Schalensandboden der Strömmarna ist *Cerianthus* durchgehend kleiner als an den tiefen Örtlichkeiten. Die Tiere werden jedoch auch hier geschlechtsreif und liefern reife Eier in den Aquarien (*A* und *B* oben). Für geschlechtsreife Individuen aus den Strömmarna scheint zu gelten, dass kleinere Tiere (6—10 cm Länge in gestrecktem Zustand) nicht bloss weniger Eier, sondern auch Eier mit kleinerem Durchmesser liefern als Individuen von grösserer Länge (ca. 15 cm). Taf. 6, Fig. 1 zeigt einige reife Eier von verschieden grossen Individuen. Die Vermutung, dass diese Grössenvariation der reifen Eier anormal ist und auf dem Leben im Aquarium beruht, beispielsweise auf Nahrungsmangel im späteren Stadium der Eireife, erweist sich als übereilt. Wenn man nämlich eine Anzahl *Cerianthus*-Gastrulae untersucht, die man aus Bodenplankton genommen hat, so findet man bei ihnen eine gleichartige Grössenvariation. Auch bei den Eiern von Individuen, die unmittelbar nach dem Einfangen laichten, war die Grössenvariation augenfällig. Die Grössenvariation reifer Eier ist hier völlig normal und bedingt eine deutliche Grössenvariation der in der Natur gefangenen Gastrulae.

Das Ei von *Cerianthus lloydii* besteht nach der Reduktionsteilung aus einer zentralen deutoplasmareichen Zone, die den grösseren Teil des Eivolumens einnimmt. Peripher kann man eine schmale Zone zunächst der Eimembran unterscheiden, wo das Cytoplasma dichter und relativ frei von Dotter ist (Taf. 4, Fig. 1). Über das Deutoplasma siehe *Pachycerianthus*, S. 143. Ausserhalb des Ektoplasmas folgt eine dünne Eimembran, der im Gegensatz zu den Verhältnissen bei vielen Aktinien alle Arten von Stacheln fehlen. Vgl. Appellöf, 1900, u. a. Bei Eiern, die sich kürzlich aus dem Mesenterium gelöst haben, kann man indes eine strukturlose, dünne Haut ausserhalb der Eimembran finden. Diese Haut ist deutlich von dem Mesogloeafollikel abgetrennt, löst sich aber auf, wenn das Ei mit dem Wasser in Berührung kommt.

Wie bei der Mehrzahl der Coelenteraten ist bei *Cerianthus* kein Strukturunterschied zwischen den Polen des reduzierten Eies nachweisbar. Gewöhnlich kann man unmittelbar nach dem Abfallen des zweiten Richtungskörpers die Grube in der Eimembran, wo die Richtungskörper abgeschnürt wurden, nicht mehr bemerken (Taf. 4, Fig. 1). An diesem Pol, dem animalen, liegt vor der Reduktion das Keimbläschen dicht an der Eimembran. Hier ist auch während der Wachstumsperiode der Oocyte der früher (S. 101) behandelte Verbindungsstrang mit der Epithelfläche befestigt. Der animale Pol des werdenden Eies liegt also bei der *Cerianthus*-Oocyte in dem Kontaktgebiet zwischen dem Keimbläschen und dem Verbindungsstrang.

Wahrscheinlich hat dieser Strang eine nutrimentäre Funktion (S. 102).

In der embryologischen Literatur wird oft die Ansicht ausgesprochen, dass die Polarität einer Oocyte oder eines Eies durch den Nahrungsstrom bestimmt wird, der während der Wachstumsperiode in die Oocyte einströmt. Bei den Spiralia zeigen die Eier eine ausgesprochene Polarität. Dies bringt man damit in Zusammenhang, dass der Nahrungsstrom hier von einer Seite nach der Oocyte fliesst. Für einige Typen der Spiralia (*Dentalium*, *Chaetopterus*, *Cerebratulus*; Schleip, 1929, S. 97) scheint festgestellt zu sein, dass die Seite der Oocyte, die den Nahrungsstrom empfängt, zum vegetativen Pol wird. Bei *Cerebratulus* (Wilson, C. B., 1900, S. 126) bilden sich die Richtungskörper in dem dem Eistiel abgekehrten Teil, der also der animale Pol des Eies sein muss. In der jungen Oocyte liegt das Keimbläschen in der Nähe des Eistiels, während es sich nach abgeschlossenem Wachstum in dem dem Eistiel abgewandten Teil der Oocyte befindet.

Die Lageverhältnisse bei Ausbildung der Polarität des Eies sind also bei *Cerianthus* den oben bei den Spiralia beschriebenen entgegengesetzt. Untersuchungen einiger Echinodermen haben in diesem Punkte grössere Übereinstimmungen mit *Cerianthus* ergeben. So scheint Boveri (1901, S. 146—148) für Echinodermeneier (*Strongylocentrotus lividus*) anzunehmen, dass der Teil der Oocyte, wo sie mit einem Eistiel im Ovarium befestigt ist, der animale Pol wird. Buchner (1911) und Schaxel (1914) sind derselben Ansicht in bezug auf *Asterias glacialis*. Bei *Asterias* liegt das Keimbläschen peripher, und hier erfolgt die Bildung von Richtungskörpern. Vgl. Schleip, 1929, S. 386. In unmittelbarer Nähe liegt die sog. Narbe (eventueller Eistielrest), die hier auch nach der Eireife und während eines grossen Teils der weiteren Entwicklung als Merkzeichen für die Lage des animalen Pols dienen kann. Indes ist die Festlegung der Eipole bei den Echinodermen offenbar nicht einheitlich. Jenkinson hat bei *Paracentrotus* und Oshima bei *Cucumaria* (vgl. Schleip, 1929, S. 387) gefunden, dass der Eistielpol zum vegetativen Pol wird, was also mit den Verhältnissen bei den Spiralia übereinstimmt.

2. Spermiogenese und Sperma.

Wenn die ersten Oocyten an der Stützlamelle auftreten, finden sich an demselben Mesenterium Einbuchtungen im Epithel. Auf dem Boden derselben liegt eine Anzahl Zellen. Am besten treten die Kerne hervor, die dasselbe Aussehen haben wie die Kerne des Epithels. Die dicht zusammengedrängten Zellen mit den grossen Kernen nähern sich der Stützlamelle und ordnen sich hier zu einer gegen die Lamelle konvexen Keimzellenschicht. Dies ist die Anlage eines Hodenfollikels (Textfig. 3; Taf. 2, Fig. 2).

Der noch einige Zeit gegen den Epithelrand offene Keimzellenbecher scheint eine und die andere eingewanderte Zelle aufnehmen zu können. Bald bildet indes die Mesogloea eine Hülle um die Keimzellen. Jedoch ist die Mesogloea lange Zeit an dem dem Epithel zugekehrten Teil der Hodenanlage dünn. Bevor diese noch ganz von Mesogloea umgeben ist, beginnen die Zellen auf dem Boden der Anlage sich zu teilen. Auch in dem jungen Hodenfollikel finden sich Mesogloeafäden.

Junge Follikel mit Keimzellen findet man in den Mesenterien am

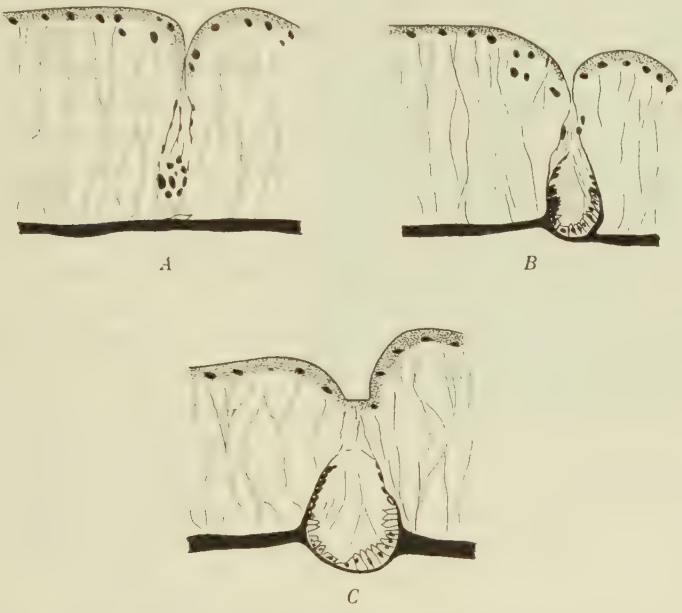


Fig. 3. *Cerianthus lloydii*. Anlegung eines Hodenfollikels. *A* Keimzellen auf der Wanderung nach der Lamelle. *B* und *C* Spermatogonienschicht während der Anlegung in der Peripherie des Follikels. Vergr. ca. 80 ×.

zahlreichsten im Spätsommer und Herbst. Die Anlegung der Hodenfollikel beginnt in Normaljahren im Juli. Im November sind die Teilungen in den Follikeln so weit fortgeschritten, dass man ausser einer Spermatogonienschicht Spermatocyten erster und zweiter Ordnung unterscheiden kann. Unter dieser umfangreichen Zone von Spermatocyten trifft man schon jetzt die ersten Spermatiden an. Bei Material, welches im November-Dezember gefangen wurde, kann man so in ein und demselben Follikel die verschiedenen Zellenelemente der Spermiogenese bekommen (Taf. 2, Fig. 6).

Im Dezember beginnen bei *Cerianthus lloydii* Spermien in den zentralen Partien der Hodenfollikel aufzutreten. Sperma wird noch nicht an das Gastrocoel abgegeben. Die Follikelwand ist nicht durchbrochen, und

deshalb macht es keine Schwierigkeiten, einen Hodenfollikel ganz freizupräparieren. Zerdrückt man zwischen zwei Deckgläschen einen freipräparierten Follikel, so findet man ausser Spermatocyten und Spermatiden fertige Spermien. Erst wenn sie einige Sekunden mit dem Seewasser in Berührung waren, zeigen diese Spermien Eigenbewegung.

Während der weiteren Zeit bis zur Fortpflanzung im Februar nimmt die Ausdehnung der Spermatocytenzone in den Follikeln rasch mit der wachsenden Spermienmenge ab. Während der Fortpflanzungszeit findet man Hodenfollikel, deren hauptsächlicher Inhalt in Spermatiden und Spermien besteht (Taf. 2, Fig. 4). Die Spermienbildung ist allem Anschein nach solitär. Die mesogloealen Elemente, die man in den Follikeln antreffen kann, haben nichts mit sog. Hilfszellen zu tun. Ob die Mesogloeafortsätze zu einer wünschenswerten Ernährung der Zellenmengen im Follikel beitragen können, entzieht sich meiner Beurteilung. Betreffs der Mesogloeafortsätze siehe auch Sama, 1935.

Die Spermien sind typische Nematospermien mit konischem Kopf. Der Schwanz ist etwa 15-mal so lang wie der Spermiumkopf, welcher 0,004 mm hoch und an der Basis 0,0026—0,0030 mm breit ist. Die Messungen erfolgten an lebendem Material sowie an solchem, das mit OsO_4-Dämpfen fixiert worden war. Der Kern liegt in der Spitze des Kegels. Gentianaviolett und Methylgrün färben das Kernmaterial im oberen Teil des Spermiumkopfes, während Janusgrün das Cytoplasma in der Basis des Spermiumkopfes färbt. Die Spermiohistogenese weist in den Einzelheiten, in denen sie verfolgt werden konnte, Übereinstimmungen mit dem auf, was für andere Evertebraten bekannt ist. Der stark lichtbrechende Körper, welcher unterhalb des Kernes liegt, ist möglicherweise eine Entsprechung zu dem von Retzius (1904) bei der Aktinie *Tealia felina* (= *Urticina*; Vgl. Stephenson, 1935, S. 139) beschriebenen sog. Nebenkernorgan.

Wie oben beschrieben wurde, bildet sich ein Hodenfollikel durch Einwanderung einer Gruppe Keimzellen, die dem entodermalen Epithel angehören. Bei *Cerianthus lloydii* scheint dies ausnahmslos der Fall zu sein. Die Genese der Geschlechtszellen ist bei dieser Art bisher nicht untersucht worden, aber für *Cerianthus membranaceus* behauptet von Heider (1879, S. 243), dass die sternförmigen Zellen, die in der Mittellamelle angetroffen werden, Keimzellen sind. Er nimmt an, dass eine dieser Zellen imstande ist, einen Hodenfollikel zu bilden. von Heiders Beschreibung und Abbildungen der Aufteilung des Keimzelleninhalts zu einem fertigen Hodenfollikel haben jetzt nur noch geschichtliches Interesse. Es ist wenig wahrscheinlich, dass die Verhältnisse bei Anlegung der Hodenfollikel bei *Cerianthus membranaceus* wesentlich von den oben für *Cerianthus lloydii* beschriebenen abweichen. Auch der von von Heider

behauptete mesogloeale Ursprung der Hodenfollikel von *Cerianthus membranaceus* trifft für *Cerianthus lloydii* nicht zu. Hier wandern die Keimzellen für den werdenden Follikel vom Entoderm nach der Mittellamelle. Wenn man diese Zellen nicht ohne weiteres als zylinderförmige entodermale Epithelzellen anerkennen will, so muss doch unter allen Umständen bei *Cerianthus lloydii* die entodermale Lage der Keimzellen vor der Einwanderung nach der Mittellamelle und die darauf folgende Differenzierung zu Geschlechtszellen als eine Tatsache angesehen werden.

Die Hodenfollikel sind ziemlich regellos in den fertilen Mesenterien verstreut. Textfig. 4 ist eine Photographie eines fertilen Mesenteriums, das mit Mayers Methylgrünfärbung behandelt wurde (Romeis, 13. Aufl., § 737, modifiziert). Die dunklen Partien sind die stark methylgrüngefärbten Hodenfollikel. Die weniger dunklen Gebiete werden von Oocyten eingenommen, die nach einigen Minuten Osmierung ganz braun sind und sich scharf von den stark grünen Hodenfollikeln abheben. Mayers Methylgrünfärbung ist geeignet, wenn man sich rasch über die Entwicklung der Geschlechtsprodukte in einem Mesenterium unterrichten will.

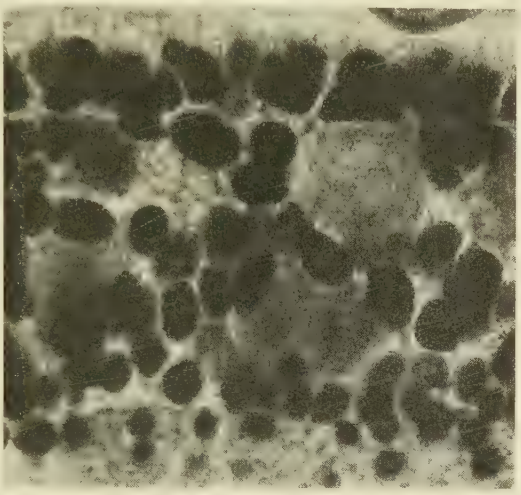


Fig. 4. *Cerianthus lloydii.* Fertiles Mesenterium nach Methylgrünfärbung. Die stark schwarzen Partien sind Hodenfollikel, die sich kräftig grün gefärbt haben. Die grösseren, rundlichen, schwächer hervortretenden Gebiete sind Oocyten. Vergr. ca. 80 ×.

3. Befruchtung.

Die Befruchtung erfolgt bei *Cerianthus lloydii* erst nach Abschluss der Reduktionsteilung. In ein und demselben fertilen Mesenterium befinden sich beim Eintritt der Fortpflanzungszeit sowohl fertige Oocyten als fertige Spermien. Jedoch besteht keine Möglichkeit zu Selbstbefruchtung im Mesenterium des Muttertieres, wie Haime (1854, S. 378) für *Cerianthus membranaceus* behauptet hat. Dieser nahm an, dass die Befruchtung stattfinde, während das Ei noch im Mesenterium liegt, und dass sie dadurch zustande komme, dass die dünne Wand, welche die Hodenfollikel von den Eifollikeln trennt, gesprengt werde.

Die Befruchtung erfolgt normalerweise ausserhalb des Muttertiers. In der Natur ist sicher Fremdbefruchtung das Normale, obgleich Eier und Spermien gleichzeitig reifen. Beim Laichen mehrerer Tiere zeigt sich nämlich, dass erst Sperma von einem Tier und danach Eier von einem andern abgegeben werden. Bei Aquariumversuchen beträgt der zeitliche Zwischenraum zwischen der Sperma- und der Eiabgabe für *Cerianthus lloydii* maximal eine Stunde. Diese rhythmische Abgabe von Geschlechtsprodukten muss natürlich Fremdbefruchtung begünstigen.

Wenn man bei einem Versuch zwei Tiere, welche gleichzeitig Sperma abgeben, in die Nähe voneinander bringt, so wird man bald Eier von beiden Exemplaren in den Spermawolken antreffen. Gibt ein Tier Sperma ab, so sind also auch die Eier dieses Tieres fertig, die Mesenterien zu verlassen. In der späteren Literatur erklärt es u. a. Pax (1934, III e, S. 17) für wahrscheinlich, dass alle Ceriantharien protandrisch sind. Ich halte es nicht für richtig, hier bei *Cerianthus lloydii* von Proterandrie zu sprechen. Dagegen kann man bei *Cerianthus* wie bei mehreren marinen Evertebraten ein paar Monate vor und ein paar Monate nach der Fortpflanzungszeit fertige Spermien in Hodenfollikeln wahrnehmen. In dem Follikel fehlt den Spermien immer Eigenbewegung. Wenn man diese Spermien freipräpariert, die sich vor und nach der Fortpflanzungszeit in den Mesenterien befinden, so zeigen sie nach einigen Sekunden im Seewasser Schwimmvermögen.

Isolierte, Sperma abgebende Individuen haben — obgleich die Mesenterien fertige Oocyten in reichlicher Menge enthielten — niemals Eier geliefert. Über die Rolle des Spermas bei der Eiablösung vergleiche S. 176.

Wenn auch Fremdbefruchtung das Normale in der Natur zu sein scheint, ist doch darauf hinzuweisen, dass bei Freipräparierung von Oocyten und Spermien desselben Mesenteriums die Spermien die Oocytenperipherie angriffen. Es wäre deshalb vielleicht unrichtig, kategorisch zu behaupten, dass keine Selbstbefruchtung ausserhalb des Muttertiers stattfinden könne.

Befruchtung erfolgt am sichersten bei Temperaturen von 5—10°. Die Empfindlichkeit der Spermien gegen Temperaturerhöhungen ist ungewöhnlich gross. Schon bei 14—15° vermindert sich ihre Bewegungsfähigkeit stark. Ein kurzer Aufenthalt in Wasser von 17° hat sich mehrfach als hinreichend erwiesen, um die Spermien ihrer Schwimmfähigkeit völlig zu berauben. Vgl. *Sagartia*, Allg. Teil, II: 3.

Bei mehreren Evertebrateneiern ohne Mikropyle hat man beobachtet, dass das Spermium am vegetativen Pol in das Ei eindringt. Soweit ich feststellen konnte, können die Spermien von *Cerianthus* an jeder beliebigen Stelle der Eiperipherie eindringen. Die Bildung sogenannter

Empfängnishügel scheint für das Eindringen der Spermien in das Ei nicht notwendig zu sein. Nach gemachten Beobachtungen scheint die Bildung einer deutlichen Befruchtungsmembran kein absolutes Erfordernis für weitere Entwicklung zu sein.

In Aquarien, wo das Laichen bei einer grossen Anzahl Individuen stattfindet, ist die Spermienkonzentration ausserordentlich hoch. Das Wasser bekommt dann beim Laichen durch die Spermamengen ein milchiges Aussehen. Zahlreiche Eier vertragen diese hohe Spermienkonzentration nicht. Die mit Spermien voll besetzte Eimembran faltet sich oft recht kräftig, und die Eier bekommen eine unregelmässige Form (Taf. 6, Fig. 2). Entwicklungsstörungen sind bei diesen Eiern gewöhnlich, und deshalb müssen Vorsichtsmassregeln getroffen werden, um die Spermienkonzentration herabzusetzen und dadurch eine normale Befruchtung zu sichern.

Erst wenn der reduzierte Kern auftrat (noch exzentrisch), konnte ich einen Spermakern hinter der Eimembran wahrnehmen. Allem Anschein nach vollzieht sich die Verschmelzung von Ei- und Spermakern in der Peripherie des Eies. Normalerweise tritt der Furchungskern zentral im Ei auf. Vgl. *Pachycerianthus*, S. 150.

4. Furchung und Keimblattbildung.

Die befruchteten Eier zeigen in den ersten Stunden nach der Befruchtung keine Veränderungen auf der Oberfläche, welche vermuten lassen, dass Furchung begonnen hat. Da noch nach 24 Stunden keine Blastomerenbildung und andere von aussen wahrnehmbare Veränderungen eingetreten sind, glaubt man natürlich, dass die Eier unmittelbar nach der Befruchtung gestorben sind. Temperatur und Salzgehalt waren in den Gefässen, in denen die Eier nach der Befruchtung aufbewahrt wurden, sowie in den Aquarien ungefähr dieselben wie im Bodenwasser an den natürlichen Laichstellen (6°; 32,5—33 ‰).

Nach weiteren 24 Stunden zeigt sich indes, dass Invagination der anscheinend ungefurchten Eier stattfindet. Am dritten Tage kommen die ersten Gastrulae.

Beim Schneiden von Eiern, die 12 Stunden früher befruchtet worden sind, findet man eine Anzahl Kerne im Ei. Jeder Kern ist von Cytoplasma umgeben (Taf. 4, Fig. 2). Es handelt sich hier also nicht um eine Form von »Differenzierung ohne Furchung«, die unter gewissen Verhältnissen beispielsweise bei Polychaeten auftritt (Lillie, 1902, u. a.). Die Furchungskerne haben noch keinen Kontakt mit der Eiperipherie bekommen, wo, wie in dem unbefruchteten Ei, die deutoplasmafreie Schicht (Ektoplasma) noch ganz deutlich wahrnehmbar ist. Auf Schnit-

ten von Eiern, die 24—30 Stunden nach der Befruchtung konserviert wurden, liegen die Kerne schon in der Peripherie. Ein Schnitt hat nun das aus Taf. 4, Fig. 3 ersichtliche Aussehen. In der peripheren Plasmaschicht liegen die amöboiden Kerne eingebettet (Taf. 4, Fig. 4). Zellgrenzen sind noch nicht zu sehen. Diese traten erst auf, als die Auswanderung von Kernen aufgehört hatte. Auch auf Stadien, wo dies geschehen ist, ist es nicht immer sicher, dass man die Zellgrenzen mit wünschenswerter Deutlichkeit sieht. Vor allem gilt dies jedoch für die Wände gegen das zentrale Deutoplasma (Taf. 4, Fig. 4). Bei konserviertem Material ist das Studium dieser dünnen Membranen eine recht heikle Sache. Das Konservierungsmittel spielt hier eine grosse Rolle. Bouin-Konservierungen haben hier kein vollwertiges Resultat für das Studium der Anlegung der Zellwände geliefert. Mit Zenker- und OsO_4-Fixierungen erzielt man bei schon angelegten Zellwänden bessere Ergebnisse als mit Bouins. Während der ganzen Entwicklung sind indes die Zellgrenzen weniger gut markiert als bei embryonalem Material von Aktinien.

Das Resultat der Furchung ist also, dass sich ein peripheres Blastoderm bildet. Dieses umgibt eine zentrale Deutoplasmamasse von ziemlich lockerer Struktur. Wenn die Kerne die periphere Lage eingenommen haben, befinden sich gewöhnlich keine Kerne mehr im Zentrum. In der Peripherie erfolgen fortgesetzte Teilungen. Infolge der peripheren Zellenbildung bestehen nun gewisse Übereinstimmungen mit der sog. Periblastula gewisser Arthropoden.

Während ihrer Auswanderung sind die Kerne nur von einer unbedeutenden Cytoplasmamenge umgeben. Während dieses Prozesses ist das Ei am ehesten als ein Syncytium aufzufassen.

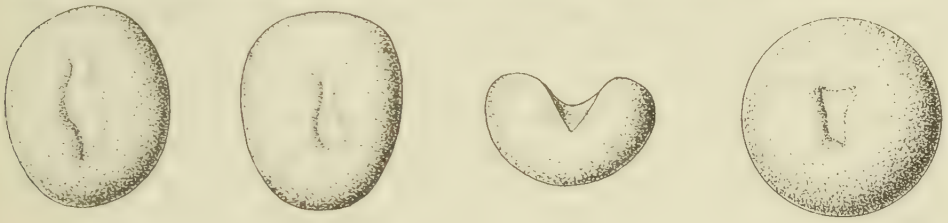
Das Material ist nicht gross, und in einigen Beziehungen erschien mir eine Ergänzung wünschenswert. In den letzten drei strengen Wintern war leider Arbeit an den Fundorten zeitweise wegen der starken Vereisung der schwedischen Westküste unmöglich. Indes hatte ich nach dem Eisbruch im April 1942 (vgl. S. 132) Gelegenheit zu vergleichenden Untersuchungen. Dabei zeigte das *Cerianthus*-Ei auch jetzt eine superfiziale oder syncytiale Furchung. Auch diesmal war das Material nicht besonders reichhaltig.

Die durch die superfiziale Furchung entstandenen Periblastulae sind indes lebensfähig. Die Entodermbildung geschieht in Form einer Invagination. Diese beginnt mit einer flachen Vertiefung im Blastoderm (Taf. 4, Fig. 5, 6 und 7), bevor noch die Zellen des Blastoderms definitiv von dem zentralen Deutoplasma abgegrenzt sind. Die flache Invaginationsgrube ist anfangs kreisrund, verlängert sich aber später und wird rinnenförmig (Taf. 6, Fig. 3 und 4; Textfig. 5). Dabei bekommt der Embryo die langgestreckte Form, die man auf den letztgenannten Ab-

bildungen und auf Textfig. 5 *A* und *B* sieht. Nach beendigter Invagination hat der Embryo im wesentlichen wieder die Kugelform angenommen (Textfig. 5 *D*).

Die sich einstülpende Partie besteht aus langgestreckten Zellen, welche auf Schnitten kräftiger gefärbt hervortreten als die übrigen Zellen der Blastula. Im Invaginationsgebiet bilden die Zellen nicht mehr eine geschlossene Palisade, sondern hier und da finden sich Lücken zwischen ihnen. Hauptsächlich zwischen diesen Zellen wird das Deutoplasma während der Invagination in das werdende Gastrocoel gepresst (Taf. 4, Fig. 7).

Während des ganzen Invaginationsprozesses kann die Invaginationsöffnung von aussen beobachtet werden. Gegen Ende des Einstülpungsprozesses nähern sich die Invaginationsränder einander, und die rinnen-



A *B* *C* *D*

Fig. 5. *Cerianthus lloydii*. Invagination. *C* von der Seite. Weiteres siehe im Text. Vergr. ca. 100 ×.

förmige Invaginationsöffnung wird kürzer. Ein 5—10 μ breiter Spalt repräsentiert den Blastoporus. Schon hier könnte man von einem lateralsymmetrischen Bau sprechen.

Während der Invagination beginnen die ersten Flimmerhärchen aufzutreten, zuerst in der Partie, welche sich einstülpt. Die fertige Gastrula ist ganz mit Flimmerhaaren bekleidet. Normaliter schwimmt sie drei Tage nach der Befruchtung des Eies in den Brutaquarien umher (Taf. 4, Fig. 12 und 13).

Die Möglichkeiten zu Vergleichen mit der bisherigen Ceriantharienliteratur sind gering. Die einzige Untersuchung, welche über die früheste Entwicklung der Ceriantharien ausgeführt ist, stammt von KOWALEWSKY aus dem Jahre 1873. Die Untersuchung wurde an dem mediterranen *Cerianthus membranaceus* vorgenommen. KOWALEWSKY konstatierte bei *Cerianthus membranaceus* eine totale Furchung, die zu einer Coeloblastula führte. Vgl. S. 92. Es ist überraschend, dass man verschiedene Furchungstypen innerhalb derselben Gattung findet. Deshalb wäre es wünschenswert, wenn man kontrollieren könnte, dass die frühen Aquariumstadien von *Cerianthus lloydii* die für die Art normalen sind, indem man durch Planktonfang an den Laichstellen entsprechende Stadien zu finden

suchte. Eine solche Kontrolle ist bei diesen fragilen Stadien praktisch unmöglich. Trotz täglichem Fischen an den Laichstellen in 80—100 m Tiefe gelang es nicht, in der Laichzeit aus Plankton frühere Stadien als Gastrulae zu erhalten. Frühere Stadien werden natürlich leicht beim Planktonfang zerstört. Hierzu kommt, dass man bei diesem Fischen in horizontaler Richtung, namentlich bei schwerer See, gezwungen ist, das Planktonnetz einige Meter oberhalb des Bodens hinzuziehen, um Lehm zu vermeiden.

Das zugängliche Material zeigt also eine superfiziale oder syncytiale Furchung. Die erstere führt in ihrem typischen Verlauf nicht zur Entstehung einer Furchungshöhle. Vergleiche die abweichende superfiziale Furchung mit Furchungshöhle bei der Poduride *Macrotoma* u. a. (Korschelt-Heider, 1936, S. 85). In dem Material von *Cerianthus lloydii* findet sich keine Furchungshöhle. Bei der sog. superfizialen Furchung von Aktinien (*Urticina*, Appellöf, 1900, u. a.) entsteht nach der Blastomerenbildung eine Furchungshöhle. Dies und der Furchungsverlauf im übrigen bewirken, dass die beobachteten Furchungen bei *Cerianthus lloydii* nicht ohne weiteres den sog. superfizialen Furchungen bei mehreren Aktinien und auch einigen Alcyonarien gleichgestellt werden können. Dieser Sachverhalt wird im Allg. Teil, 1: 2, S. 200, näher besprochen.

5. Larve.

Die bei *Cerianthus lloydii* nach der eigenartigen Invagination entstandene, schwimmende, bewimperte Larve ist als eine Gastrula aufzufassen. *Cerianthus membranaceus*, der das einzige Vergleichsmaterial unter den Ceriantharien bietet (Kowalewsky, 1873), weist in den Furchungen und im Bau der Blastula grosse Abweichungen von dem hier beschriebenen *Cerianthus-lloydii*-Material auf. Indes erfolgt die Entodermbildung bei *C. membranaceus* ziemlich sicher durch Invagination, obgleich Kowalewsky dieselbe nicht verfolgen konnte. Die nach der Entodermbildung entstandene freischwimmende Larve von *C. membranaceus* stimmt unter allen Umständen nach Kowalewskys Beschreibungen in Form und Bau recht gut mit der Gastrula von *Cerianthus lloydii* überein.

Die normale Gastrula von *Cerianthus lloydii* (Taf. 4, Fig. 8) besteht aus einem Ektoderm mit peripher liegenden Kernen. Dieses geht am Urmundrand in das Entoderm über, welches aus etwas niedrigeren Zellen gebildet ist als das Ektoderm. Zwischen den beiden Keimblättern liegt eine abgesonderte, dünne Stützlamelle. Das Entoderm begrenzt ein weites Gastrocoel, in dem noch am Ende der Gastrulation Deutoplasma vorkommt. Das Gastrocoel mündet durch einen spaltförmigen Urmund (Blastoporus) nach aussen. Sowohl Ekto- als Entoderm sind mit Flim-

merhaaren versehen. Die Flimmerhaare des Entoderms treten nach Methylenblaufärbungen deutlich hervor. Bei diesen jungen Stadien gehen die Flimmerhaare beim Konservieren gewöhnlich verloren, namentlich bei BOUIN- und ZENKER-Konservierung. Die Gastrulae rotieren in der ersten Zeit mit nach unten gerichtetem Urmund.

Früh tritt bei der *Cerianthus*-Larve eine histologische Differenzierung in den Keimblättern auf, am frühesten im Ektoderm. Im Ektoderm der Gastrula von *Cerianthus lloydii* findet man Nematocysten. Diese werden auf Schnitten kräftiger von Gentianaviolett gefärbt als die übrigen Ektodermzellen. Auch bei lebendem Material kann man mit Hilfe von Vitalfarbstoffen schon am 3.—4. Tage eine Zellendifferenzierung im Ektoderm nachweisen. Noch liegen die Nesselzellen ausserordentlich spärlich in der Körperwand. Am zahlreichsten sind sie im Ektoderm um den Urmundrand. Voll ausgebildete Nesselzellen sind noch nicht vorhanden. Daher kann man keine Devagination, beispielsweise mit schwachen Säuren, an lebendem Material hervorrufen. Die am frühesten auftretenden Nesselzellen gehören dem Penetrantes-Typus an (Mastigophoren, siehe S. 125). Wenn das Stomodaeum gebildet ist, tritt sein Reichtum an Nesselzellen im Vergleich mit der Körperwand stark hervor. Es dauert jedoch einige Zeit, bis sie funktionsfähig sind. Vgl. Allg. Teil, Nahrungsaufnahme, S. 218.

Stomodaeumbildung. Obgleich die Invaginationsöffnung während eines Teils der Invagination eine mehr oder weniger exzentrische Lage haben kann, liegt normalerweise der Urmund nach abgeschlossener Einstülpung im Zentrum des oralen Pols. Von den Seiten des nun spaltförmigen Urmundes beginnt unmittelbar nach der Gastrulation die Umbiegung des Urmundrandes und das Einwachsen in das Gastrocoel — die Stomodaeumbildung. Dabei verengt sich der schmale Blastoporus weiterhin. Es ist augenscheinlich, dass die Einwachsung vor allem längs den Längsseiten des Urmundes erfolgt. Bei Stadien mit beginnender Stomodaeumbildung ist längs den Längsseiten des Urmundrandes das Ektoderm in den einwachsenden Partien bedeutend kräftiger ausgebildet als das Entoderm, welches hier nach der Körperwand zurückgebogen wird. Das Entoderm ist während der ganzen weiteren Stomodaeumbildung voll erkennbar und weist eine lockere Struktur mit cytoplasmaarmen Zellen auf. Dagegen sind die Ektodermzellen von dichtem Plasma erfüllt.

Median ist bei diesen jungen Stadien die Einwachsung in das Gastrocoel von geringem Umfang. Das Entoderm nimmt nicht nennenswert an der Umbiegung teil (Taf. 4, Fig. 8). Auch das Ektoderm zeigt hier nicht dasselbe starke Wachstum wie auf den lateralen Seiten des Urmunds. Vgl. Taf. 4, Fig. 9.

Die lateralen Stomodaeumfalten stehen bei älteren Stadien (Taf. 4, Fig. 10 und 11) in Kontakt mit der Wand des Gastrocoels und grenzen dann zwei zwischen der Körperwand und dem Stomodaeum gelegene Räume ab. Diese Taschen sind die ersten lateralen Magentaschen (Taf. 4, Fig. 10, *ma*). Die Innenfläche des fertig ausgebildeten Stomodaeums ist nun von Ektoderm ausgekleidet, welches reichlich mit Nesselzellen versehen ist (Taf. 4, Fig. 10). Die Aussenseite des Stomodaeums wird von dem Entoderm gebildet, welches median sehr dünn ist.

Nach der Stomodaeumbildung ist die Larve im oralen Teil abgeplattet, während der aborale Teil noch rundlich ist. Schon jetzt können Verdickungen des Ektoderms, welche Anlagen der vier ersten Tentakel darstellen, auftreten (Taf. 4, Fig. 11, *rt*). Der obere Teil des länglich schmalen Stomodaeums, der während der ganzen Einwachsungsperiode offen ist, wird zur definitiven Mundöffnung. Der Urmund verschiebt sich und bildet auf dem Boden des Stomodaeums die sog. Schlundpforte.

Das längsgestellte Stomodaeum reicht einige Zeit medianwärts — vor allem im oberen Teil — bis zu der einen Seite der Körperwand (Taf. 5, Fig. 3 und 4). Das Entoderm der Körperwand wird hier nach den Seiten gepresst, und das umgebogene Entoderm, welches die Aussenseite des Stomodaeums bekleidet, ist, wie bemerkt, median äusserst dünn. In diesem Gebiet, wo stomodaeales Ektoderm und das Ektoderm der Körperwand dicht aneinander zu liegen kommen, findet auch noch keine Septenbildung statt (Taf. 5, Fig. 3). Sonst beginnt, wie Taf. 5, Fig. 3 zeigt, schon in diesem frühen Stadium die Anlegung dünner Septa.

Wie das Einwachsen in das Gastrocoel während der Stomodaeumbildung lateral am kräftigsten ist, so scheint die Hauptmasse des sich einstülpenden Materials während der Gastrulation von den Längsseiten der Invaginationsöffnung zu kommen. In den Fällen, wo die Invagination und die folgende Stomodaeumeinstülpung bei ein und demselben Embryo verfolgt werden konnten, lagen die langgestreckte Invaginationsöffnung und die längsgestellte definitive Mundöffnung längs derselben Achse.

Übersicht über die Entwicklung nach der Stomodaeumbildung. Bei in Aquarien erhaltenen Larven wird bald jede der beiden ersten Magentaschen durch ein einwachsendes Septum geteilt. Querschnitte durch die Stomodaeumregion haben nun das aus Taf. 5, Fig. 3 und 4 ersichtliche Aussehen. Die Schnitte zeigen, dass, obgleich die Kurzseiten des Stomodaeums noch immer näher am Ektoderm der Körperwand liegen als die Längsseiten, doch Entoderm zwischen dem Stomodaeum und der Körperwand zu beobachten ist. Oberhalb der vier Fächer buchtet sich nun die Körperwand aus und bildet die Anlagen der vier ersten Tentakel

(Taf. 5, Fig. 1; Taf. 4, Fig. 11). In den Tentakelanlagen ist das ektodermale Epithel stark verdickt. Das Entoderm dagegen ist recht dünn. Das verdickte ektodermale Epithel mit seinen in verschiedener Höhe gelegenen Zellkernen enthält werdende Nesselzellen in reichlicher Menge (Taf. 4, Fig. 11; siehe auch Cnidom, S. 125, sowie Allg. Teil, Nahrungsaufnahme, S. 218). Oft ist das Entoderm kräftiger auf einer der medianen Kurzseiten des Stomodaeums. Hier können dünne Lamellen im Entoderm auftreten. In der Schnittserie, aus welcher Bilder für Taf. 5, Fig. 3 und 4 genommen wurden, sind diese Lamellen nur in vereinzelten Schnitten sichtbar. Diese Seite, wo die Lamellen auftreten, scheint die zu sein, auf welcher die Siphonoglyphe angelegt wird.

Unterhalb der Stomodaeumregion zeigt ein Querschnitt, wie sich die entodermale Falte, welche die beiden lateralen Magentaschen je in zwei Taschen geteilt hat, unterhalb der Stomodaeummündung mit stark verdicktem freien Rande in das Gastrocoel fortsetzt (Taf. 5, Fig. 5). Diese Magenlappen dringen tief in das Gastrocoel ein und haben ein Stück unterhalb des Stomodaeums ektodermales Epithel mit werdenden Nematocysten — eine Fortsetzung des Stomodaeumektoderms. Auf einem Schnitt bedeutend weiter aboral sieht man, dass das Entoderm nun stark gefärbte Kerne hat, sowie eine beginnende Abtrennung vakuolisierter Zellen (Taf. 5, Fig. 6).

Die Larven sind jetzt also mit vier Magentaschen und vier kurzen Tentakeln oberhalb derselben ausgestattet. Rechtwinklig zu dem längsgestellten Stomodaeum verlauft das Septum, *pm II*, welches die beiden ersten lateralen Magentaschen teilt. Die Larve bewegt sich nun und während des grösseren Teiles der weiteren Zeit, in der sie der Planktonfauna angehört, mit dem Aboralpol nach vorn mit Hilfe von Flimmerhärchen, die aboral-oral schlagen. Siehe Taf. 5, Fig. 2; Taf. 6, Fig. 8. Die Rotation um die Längsachse der Larve hört gewöhnlich mit dem Auftreten von Tentakeln auf. Von dem aboralen Entoderm springt eine Sammlung vakuolisierter Zellen in das Gastrocoel vor (Taf. 5, Fig. 2).

Eine Larve von diesem Bau ist unter dem Namen *Synarachnactis bournei* (Fowler) beschrieben. Diese Larve tritt unter anderm im Nordseeplankton auf. Wie für die meisten planktonischen Ceriantharienlarven war die fertile Bodenform von *Synarachnactis bournei* bisher unbekannt. Die Larve ist aus geographischen Gründen als eine Jugendform von *Cerianthus lloydii* aufgefasst worden (VAN BENEDEN, 1898, S. 53). Durch Verfolgung der Eientwicklung bis zur freischwimmenden Larve ist es mir also gelungen nachzuweisen, dass die Larve von *Cerianthus lloydii* mit *Synarachnactis bournei* identisch ist.

Unter den anatomischen Veränderungen, die während der weiteren Entwicklung nach der Stomodaeumbildung bei den Cerianthariellarven

auftreten, spielt die Septenbildung eine wichtige Rolle. Die Art der Septenanlegung, die Zeitfolge, die Verbindung der Septa mit dem Stomodaeum, die Entwicklung der Muskulatur der Septa und anderes ist Gegenstand umfassender Untersuchungen gewesen. Diese wurden gewöhnlich an dem Planktonmaterial der grossen Expeditionen ausgeführt und erstrecken sich deshalb in erster Linie auf ältere planktonische Cerianthariumlarven. So ist die Anatomie von Cerianthariumlarven aus Plankton behandelt worden u. a. von Agassiz (*Arachnactis brachiolata*, 1863), van Beneden (*Arachnactis albida*, 1891 und 1898), Vanhöffen (*Arachnactis albida*, 1895), Goette (*Cerianthus a* und *b*, 1898), Bourne (*Arachnactis albida*, 1919) und Carlgren (mehrere Arbeiten, darunter eine Zusammenfassung bekannter Cerianthariumlarven von der Valdivia-Expedition, 1924).

Bei der jungen Larve von *Cerianthus lloydii*, welche oben beschrieben wurde, wurden vier im Auswachsen begriffene Tentakel gefunden. Bei dieser Larve kann man bald die Andeutung einer Schlundrinne (Siphonoglyphe) in der einen Seite des langgestreckten Stomodaeums bemerken. Gegenüber dieser Rinne (*si*) wird ein Mesenterienpaar angelegt. Vgl. Taf. 5, Fig. 1 und 4. In nahem zeitlichen Zusammenhang mit diesem Mesenterienpaar tritt gegenüber der Siphonoglyphenseite ein Mesenterienpaar auf (Taf. 5, Fig. 9, *pm III*). Die Larve hat noch immer vier Tentakel, ist aber nun also mit sechs angelegten Mesenterien versehen, von denen ein Paar, *pm I*, sich unmittelbar an die angelegte Schlundrinne anschliesst.

Ein gleichartiger Bau scheint den bekannten Cerianthariumlarven während einer gewissen Periode ihrer Entwicklung gemeinsam zu sein. Dieses Organisationsstadium hat van Beneden das Cerinula-Stadium genannt. Die Cerinula-Larve wird folgendermassen charakterisiert: »Anthozoenlarve mit sechs Mesenterien (drei couples), unter denen ein Richtungsmesenterienpaar und zwei Mesenterien an jeder Seite der Richtungsebene, von denen die an den Richtungsmesenterien angrenzenden Filamente tragen, mit sechs Fächern, einem Richtungsfach und zwei Fächern an jeder Seite der Richtungsebene und einem dem Richtungsfach entgegengesetzten Vermehrungsfach, in dem die spätere Neubildung der Mesenterien und Tentakeln geschieht, und mit vier, von den Seitenfächern ausgestülpten Tentakeln und mit Spuren eines Porus in dem aboralen Körperende.« (Carlgren, Nord. Plankton, 1906, XI, S. 67).

In dieser Charakteristik wird nichts von einer ausgebildeten Schlundrinne erwähnt. Eine solche ist indes, wie wir bei der Larve von *Cerianthus lloydii* sahen, schon vorhanden, bevor man sagen kann, dass sie die Organisation der Cerinula erreicht hat. Taf. 5, Fig. 7 zeigt eine Larve, die als eine Cerinula zu bezeichnen ist. Bei derselben sind sechs Mesenterien angelegt, aber erst vier Tentakel. Taf. 5, Fig. 9 stellt einen

Schnitt durch eine Larve dar, die durch die Anlegung neuer Tentakel im Begriff ist, das ideale Cerinula-Stadium zu überschreiten.

Die sechs Mesenterien der Cerinula hat man Protomesenterien genannt. Auf Taf. 5, Fig. 9 sind sie mit *pm I*, *pm II*, *pm III* bezeichnet. Man hat die Mesenterien von dem sog. Richtungsfach aus gezählt (Taf. 5, Fig. 9, *rit*). Dieses in der Nähe der Schlundrinne inserierende Mesenterienpaar ist also das Protomesenterienpaar I oder das Richtungsmesenterienpaar. Das zuerst auftretende Mesenterienpaar ist bei *Cerianthus lloydii* das Protomesenterium II, *pm II*. Vgl. Taf. 5, Fig. 1 und 9. Das im Zusammenhang mit dem Richtungsmesenterienpaar angelegte Mesenterienpaar wird dann zweckmässig als Protomesenterium III, *pm III*, bezeichnet.

Infolge des Vorkommens einer einzigen Schlundrinne sind die Cerianthariен bilateralsymmetrisch. Die einzige Schlundrinne hat man für dorsal gehalten (Carlgren u. a.). Im Gegensatz zu dem, was man früher angenommen hat, stellte sich heraus, dass die Mesenterien der Cerianthariен mit Muskulatur versehen sind. Diese ist jedoch äusserst schwach entwickelt. Ihre Orientierung, die eine gewisse Rolle bei der Festlegung der Dorsal—Ventralseite gespielt hat, ist bei *Cerianthus lloydii* selbst bei älteren Tieren keineswegs deutlich. Vgl. Pax in Tierwelt Nord- u. Ostsee, 1934. Bei Larven von *Cerianthus lloydii* sind die Muskelfasern überhaupt schwer zu sehen. »Muskelfahnen« treten nicht hervor. Diese Bezeichnung dorsal-ventral ist offenbar nur anatomisch-morphologisch begründet. Die sedentären Formen sitzen fest auf dem Boden, ziemlich rechtwinklig zum Substrat, und während des Planktonlebens — wenigstens in den früheren Perioden — scheint die Schlundrinne bei schwimmenden Individuen *ventral* zu sein. Die Larven bewegen sich im Cerinula-Stadium mit dem Aboralende nach vorn und mit der Neubildungskammer schräg nach oben gerichtet. Die letztere liegt mehr dorsal als das Richtungsfach. Die Bezeichnungen dorsal und ventral in anatomisch-systematischen Arbeiten sind für diese Larven eigentlich irreführend. In der Folge wird hier indes die in systematischen Arbeiten übliche Terminologie beibehalten. Die Schlundrinne bleibt also ebenso wie das sog. Richtungsfach dorsal. Das diesem gegenüberliegende Neubildungsfach wird also als ventral bezeichnet. van Beneden (1891, S. 139—141) gibt in einer Zusammenfassung seiner Beobachtungen über die Mesenterienbildung bei Cerianthariенlarven an, dass das ventrale werdende Neubildungsfach und die Septa, welche es begrenzen, kaum früher auftreten als die Richtungskammer und ihre Mesenterien. Siehe auch den Vergleich van Benedens zwischen den Cerianthariенlarven und *Amphioxus* betreffs der Segmentierung (van Beneden, 1891, S. 119).

Nach dem frühesten Auftreten der beiden hier besprochenen Fächer

(*pm I* und *pm III*) zu urteilen, scheint bei *Cerianthus lloydii* wirklich das dorsale Richtungsfach (*pm I*) etwas in der Anlegung voraus zu sein, aber das bei der Larve von *Cerianthus lloydii* allerfrüheste Mesenterienpaar ist doch das Protomesenterium II. Vgl. Taf. 5, Fig. 1, 3 und 4.

Gegenüber dem Richtungsfach tritt bald das sog. Neubildungsfach auf. Die Larve auf Taf. 5, Fig. 9, die bereits im Begriff ist, die Cerinula-Organisation hinter sich zu lassen, hat ein Neubildungsfach, *nf*. Die Tiefe des Faches ist hier noch unbedeutend. Vgl. Taf. 5, Fig. 10. In dem Neubildungsfach entstehen paarweise in Form von Entodermduplikaturen neue Mesenterien. Die nach den drei Protomesenterienpaaren der Cerinula neugebildeten Mesenterien werden Metamesenterien genannt. Sie unterscheiden sich unter anderm morphologisch von den Protomesenterien. Vgl. Pax, 1934. Die Metamesenterien werden als Zwillingsmesenterien, »couples«, angelegt und behalten im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Zoantharien und Aktiniarien diese Stellung. Wie die Mesenterien werden die neuen Tentakel in der Richtungsebene angelegt. Während der Entwicklung beobachtet man oft, dass Tentakel und Mesenterien auf der rechten Seite weiter in der Entwicklung gekommen sind als auf der linken.

Durch die Entstehung einer einzigen Neubildungszone nimmt in dem Gebiet, welches nach dem Cerinula-Stadium gebildet wird, die Länge der Mesenterien nach dem Neubildungsfach hin ab. Dasselbe gilt für die Tentakellänge (Taf. 6, Fig. 7 und 9). Noch bei festsitzenden Stadien ist die nach der Ventralseite abnehmende Tentakellänge wahrnehmbar (Taf. 7, Fig. 2). Die vier ersten Tentakel, welche also die Tentakel der Cerinula sind, sind während des Larvenlebens die längsten und deshalb auch die effektivsten beim Fang von Beute. Ungefähr gleichzeitig mit dem dritten Paar Randtentakel wird das sog. Richtungstentakel angelegt. Die Larve besitzt nun sieben Randtentakel (Taf. 5, Fig. 9; Taf. 6, Fig. 7). Der Mundrand ist in zwei Lippen ausgezogen, die schon im Cerinula-Stadium sichtbar sind. Aus diesen entwickeln sich später die Oraltentakel — der innere Tentakelkranz.

Die 7-Tentakel-Stadien haben eine Länge von ca. 2 mm und besitzen gewöhnlich keinen durchbrochenen Aboralporus. In der zitierten Beschreibung der Cerinula (Carlgren, 1906, S. 67) heisst es, dass schon im Cerinula-Stadium Spuren eines Porus im aboralen Körperende vorhanden sein müssten. Indes muss ich sagen, dass es sehr ungewöhnlich ist, dass man schon bei der Cerinula von *Cerianthus lloydii* Spuren eines solchen Aboralporus bemerkt. Bei den 7- und 9-Tentakel-Stadien sind jedoch deutliche Zeichen der Anlegung eines Aboralporus wahrnehmbar.

Die 7-Tentakel-Stadien kann man leicht im Plankton erhalten. Ihre

Anatomie ist deshalb gut bekannt, unter anderm durch VAN BENEDENS Arbeit vom Jahre 1898. 9-Tentakel-Stadien scheint man früher nicht ganz so oft bekommen zu haben. Jedoch ist ein 9-Tentakel-Stadium von CARLGREN (1906) beschrieben worden. Wegen der Anatomie sowohl der 7- als der 9-Tentakel-Stadien wird deshalb auf die Arbeiten von VAN BENEDEN und CARLGREN verwiesen. Da indes diesen Beschreibungen in grossem Umfang kein Bildmaterial — vor allem photographisches — beigegeben ist, habe ich eine Serie Bilder dieser hier nicht näher behandelten Stadien in mein Bildmaterial aufgenommen. Hierher gehören Taf. 5, Fig. 8 und Taf. 6, Fig. 7, 8, 9, 10, 12 und 13.

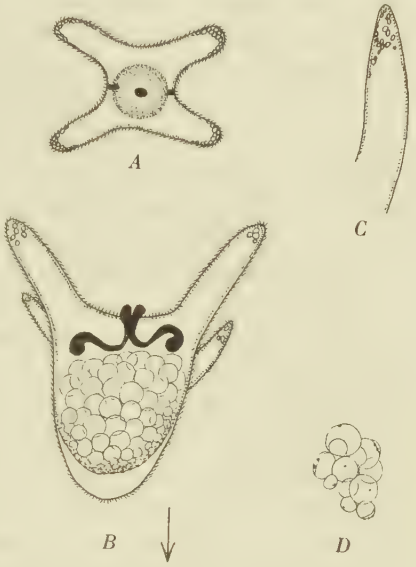


Fig. 6. *Synarachnactis bournei* aus Plankton (März). *A* vom Aboralpol gesehen, *B* von der Seite. Vier Tentakel sind gut entwickelt. In den Spitzen der Tentakel, *C*, werden vom Entoderm ebenso wie vom Entoderm am Aboralpol stark vakuolisierte Zellen, *D*, abgetrennt. Vergr. in *B* ca. 15 ×.

Taf. 6, Fig. 13 zeigt eine Larve mit 9 Tentakeln, die noch dem Plankton angehört. Man sieht hier, dass die Körperwand noch in grossen Gebieten durchsichtig ist, wo ihre ektodermale Muskulatur geringe Dicke besitzt. Aboral kann man finden, dass die Muskelschicht kräftiger ausgebildet ist, wie es sich auch auf Taf. 6, Fig. 10 verhält.

Hier ist ein Aboralporus angelegt, aber nicht durchgebrochen. In den oben erwähnten Beschreibungen von 7- und 9-Tentakel Stadien bei *Synarachnactis bournei* findet man bei CARLGREN (1906) eine Angabe von FOWLER (1897) zitiert, dass der Aboralporus zwischen dem 7-Stadium und 9-Stadium entstehe. Nach meinen Befunden an lebendem Material kommt bei den Larven von *Cerianthus lloydii* ein fungierender Aboralporus erst nach der Festsetzung vor.

Noch in einem weiteren Punkte will ich auf die früheren Beschreibungen der älteren planktonischen Larven von *Synarachnactis bournei* zurückgreifen. Es handelt sich um den sog. Nahrungsdotter. Wie wir sahen, erfolgt bei der jungen Larve sehr bald eine Vakuolisierung der Zellen, vor allem im aboralen Entoderm (Taf. 5, Fig. 2; Taf. 4, Fig. 10 und 11). Bei der Cerinula sind diese runden, stark vakuolisierten Zellen vom Entoderm abgeschnürt und wirbeln in Form eines durchsichtigen Balles im Gastrocoel umher. Später werden solche Zellen vom Entoderm

in den apikalen Teilen der vier ersten Tentakel abgeschnürt (Textfig. 6). Diese Zellen werden, getrennt oder mehrere zusammen, von der entodermalen Flimmerbekleidung oder von den Flimmerhärchen der Mesenterien und Filamente in den Tentakeln und dem Gastrocoel umhergetrieben. Von mehreren Autoren (GOETTE, CARLGREN u. a.) werden diese Zellen als *Nahrungsdotter* bezeichnet.

Indes scheinen diese Zellen der Larve im freischwimmenden Stadium nur in geringem Umfang als Nahrung zu dienen. Namentlich gilt dies, wenn die Möglichkeiten für Nahrungsaufnahme aus dem Plankton gut sind. Der Nahrungsfang findet bei Larven mit 7 Tentakeln auch statt, wenn das Gastrocoel mit den losgemachten Zellen gefüllt ist. Vgl. S. 221. Schon eine halbe Stunde nach dem Fang von Copepoden-Plankton treten zahlreiche gefärbte, kleine Öltröpfchen auf, die in dem Gastrocoel rotieren und nach einigen Stunden resorbiert sind. Veränderungen in der Zahl und im Aussehen der freien Zellen kommen während dieser Zeit nicht vor. Wenn die Larven das planktonische Leben aufgeben und sich im Lehm festsetzen, verändert sich die Körperform bedeutend. Vgl. S. 134. Die ektodermale Muskelschicht zieht sich stark zusammen. Hierbei können noch vorhandene freie Zellen aus dem Gastrocoel gepresst werden. Da der sog. Nahrungsdotter nach dem Cerinula-Stadium maximal entwickelt ist, also im 7- und 9-Tentakel-Stadium, der Zeit der ganzen Planktonphase, in der die Larven am besten für den Fang anderer Planktonten ausgerüstet sind und auch die grösste Menge Copepoden fangen, wäre es recht eigentümlich, wenn die hauptsächliche Aufgabe des sog. Nahrungsdotters während des grösseren Teiles des Planktonlebens die Ernährung wäre. Dagegen könnte man sich viel leichter denken dass diese Zellen während der Zeit, in der sich die Larven zwecks Festsetzung auf den Boden herablassen, als Reservenahrung dienen. Während des Herabsinkens, vor allem aber während des beschwerlichen Übergangs zu festsitzender Lebensweise im Bodensubstrat, ist Nahrungsaufnahme von aussen praktisch unmöglich. Vgl. S. 137.

Dieser Nahrungsdotter wird auch in systematischen Arbeiten unter den Merkmalen angeführt. Bei *Arachnactis bournei* FOWL. (= *Synarachnactis bournei*) findet man in »Nordisches Plankton« (1906, S. 73) unter den Merkmalen folgende: »Nahrungsdotter in dem Larveninnern nicht vorhanden (VAN BENEDEN) oder zu einem grossen Klumpen zusammengeballt, von welchem bisweilen Fortsätze in die Mesenterienfächer und in das Schlundrohr sich erstrecken (GOETTE, CARLGREN), wie es scheint jedoch niemals so stark entwickelt wie bei folgender Art (= *Arachnactis brachiolata*, A. AGASSIZ).«

GOETTE beschreibt in einem Material von Helgoland zwei *Arachnactis*-Larven; die eine, welche die gewöhnlichere ist, wird mit *a* bezeichnet,

die andere, seltenere mit *b*. Ausser anderen Unterschieden zwischen *a* und *b* wird hervorgehoben, dass *b* kleiner sei als *a* und im Gegensatz zu *a* keinen Nahrungsdotter besitze. Goettes Larven *a* und *b* sind vermutlich beide *Synarachnactis bournei*. Vgl. Carlgren, 1906, S. 73 und 75. Der sog. Nahrungsdotter ist hier als Merkmal sicher ungeeignet. Diese Zellen wechseln bei ein und derselben Art in verschiedenen Entwicklungsstadien der Larve. Dass eine relativ junge Larve von *Cerianthus lloydii* überhaupt keinen Nahrungsdotter besitzt, ist ganz in der Ordnung. Ausserdem können die abgeschnürten Zellen älterer Larven beim Konservieren mit Formol, mit dem ja Planktonproben oft konserviert werden, leicht aus dem Gastrocoel gepresst werden.

Cnidom. Während der Entwicklung treten bei *Cerianthus lloydii* vier Typen von Nematocysten auf. Diese sind: 1) Spirocysten, 2) Holotrichen, 3) Atrichen, 4) Mastigophoren. Vgl. Weill, 1934. Die ohne Zweifel am zahlreichsten vorkommenden sind die Atrichen und die Mastigophoren (Textfig. 7).

Während der Ontogenese treten die Mastigophoren am frühesten auf. Zuerst erscheinen sie im Stomodaeum und an den vier ersten Tentakeln, während diese noch im Auswachsen begriffen sind. Die Mastigophoren gehören zu den »mastigophores microbasiques» (Weill, 1934). Vgl. Textfig. 7. Nach Carlgrens Terminologie (1940) sind sie »microbasic-*b*-mastigophors». Vgl. Carlgren, 1940, S. 4.

Diese früh auftretenden Mastigophoren scheinen auch die Nematocysten zu sein, die während des Larvenlebens zuerst ihre Aufgaben erfüllen. Die Mastigophoren der Larve haben die Fähigkeit, Membranen zu durchschlagen (Penetrantes-Typus). Die Giftwirkung der Mastigophoren ist schon bei den planktonischen Larven wenigstens auf Copepoden und Polychaetenlarven ungemein gross. So erfüllen die Mastigophoren früh eine wichtige Funktion bei der Nahrungsaufnahme. Vgl. S. 221. Nachdem die Larve zum Bodenleben übergegangen ist, spielen die Mastigophoren noch immer eine wichtige Rolle beim Nahrungsfang. Sie sind ausserordentlich zahlreich an den Tentakeln, finden sich aber auch an den Mesenterialfilamenten.

Der zweite gewöhnliche Typus sind die Atrichen. Diese unterscheiden sich von den Mastigophoren unter anderm durch den unbewaffneten Faden (»tube parfaitement isodiamétrique, complètement inerme», Weill, 1934, S. 37 und 50). Die Atrichen treten unter anderm zahlreich im Ektoderm der Körperwand auf. Sie werden später devaginationsfertig als die Mastigophoren. Devagination von Atrichen scheint während der Planktonperiode stark begrenzt zu sein. Erst einige Zeit nach Festsetzung der Larve kommt eine umfassendere Devagination von Atrichen

von der Körperwand vor. Möglicherweise hängt dies mit dem Röhrenbau zusammen. Vgl. S. 138.

Die Atrichen sind nach Weill (1934) nebst den Holotrichen die ursprünglichsten Nematocysten. Carlgren vertritt eine gleichartige Auffassung. Er hält (1940, S. 53) die Atrichen für die ursprünglichsten. »They are the simplest structure and they are the only cnidae present in the Octocorals and occur in great quantities in the Ceriantharia, while the holotrichs in this tribus are relatively few or in several species practically absent, possibly because of reduction.«

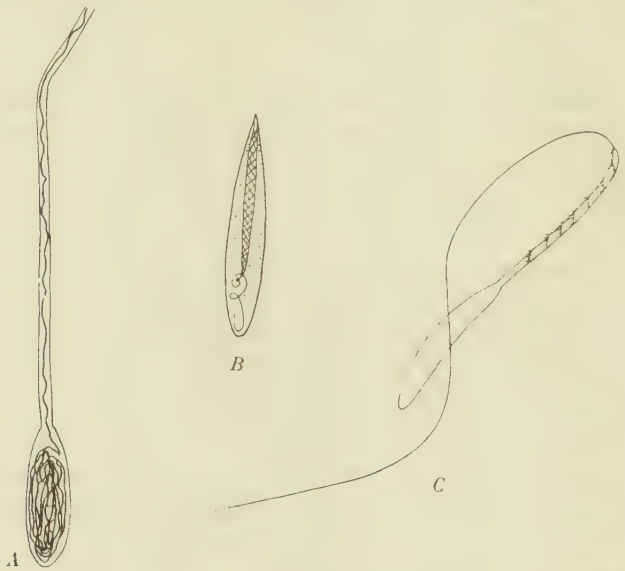


Fig. 7. *Cerianthus lloydii*. *A* eine Atriche von der Körperwand eines festsitzenden *Cerianthus*. *B* undevaginiertes, *C* devaginiertes *b*-Mastigophor vom Tentakel einer planktonischen Larve. Vergr. ca. 1000 ×.

Bei *Cerianthus* können die Atrichen cuticulare Membranen nicht durchschlagen. Die Giftwirkung der Atrichen scheint bei *Cerianthus* (und auch bei *Pachycerianthus*) äusserst zweifelhaft zu sein. Bewohnte Cerianthariенröhren, die so gut wie tapeziert mit devaginierten und nichtdevaginierten Atrichen vom Ektoderm der Körperwand sind, sind keine gefürchteten Aufenthaltsorte für eine Anzahl Evertebraten. So hält sich beispielsweise eine *Phascolosoma*-Art gern in *Pachycerianthus*-Röhren vom Gullmarfjord auf. In den *Cerianthus*-Röhren aus den Strömmarna baut mit Vorliebe eine *Corophium*-Art (wahrscheinlich *C. bonellii*) ihre an beiden Enden offenen Röhren. Hierbei werden als Material in grossem Umfang Atrichen verwendet, deren Fäden in geeigneten Stücken abgerissen werden. Während des Röhrenbaues können sowohl Atrichen als Mastigophoren

undevaginiert den Darmkanal von *Corophium* passieren, um dann mit dem übrigen Inhalt der Exkrementbälle beim Tunnelbau benutzt zu werden. Die Atrichen weisen recht früh mindestens zwei Grössenordnungen auf. Vgl. Carlgren, 1940. Über die Cnidogenese siehe Weill, 1934.

6. Auftreten der Larvenstadien im Plankton.

Zu gewissen Zeiten des Jahres tritt im Plankton der Nordsee, des Skageraks und des Kattegatts eine Ceriantharienlarve auf, die unter dem Namen *Synarachnactis bournei* beschrieben worden ist. Diese hat man vor allem aus geographischen Gründen für eine Jugendform von *Cerianthus lloydii* gehalten (van Beneden, 1898). Da sich nun herausgestellt hat, dass diese *Synarachnactis bournei* (S. 119) wirklich mit der Larve von *Cerianthus lloydii* identisch ist, dürfte es in diesem Zusammenhang nicht ohne Interesse sein, das Auftreten dieser Larvenform im Plankton näher zu studieren.

Carlgren (1924) gibt an, dass *Synarachnactis bournei* von Januar bis August im Plankton vorkommt, mit Frequenzmaxima in den Monaten März, Mai und August. Leloup (1931) beobachtete *Synarachnactis* bei Blankenberghe von März bis August. Carlgrens Arbeit von 1924 enthält keine Mitteilungen über Fundorte im Zusammenhang mit den Angaben über die Zeiten des Auftretens der Larven. Bemerkenswert ist die Angabe von Larvenvorkommen im Plankton im August. Weder im Kattegatt noch im Skagerak und in den Fjorden der Bohusküste kann man beim Fischen mit dem Planktonnetz im August *Synarachnactis*-Larven bekommen. Noch seltsamer ist deshalb die Mitteilung eines Frequenzmaximums in diesem Monat für *Synarachnactis bournei*.

Leloups Beobachtungen über das Auftreten der *Synarachnactis*-Larven stammen von Blankenberghe an der belgischen Küste. Es ist nicht ausgeschlossen, dass sich auch einige von Carlgrens Zeitangaben auf Planktonmaterial von südlichen Fundorten im Verbreitungsgebiet von *Cerianthus lloydii* gründen. Möglicherweise sind dort die Fortpflanzungsverhältnisse (Eintritt und Dauer der Fortpflanzungszeit) andere als an der schwedischen Westküste. Vgl. Allg. Teil, S. 207, *Sagartia troglodytes*. Angaben über die Fortpflanzungszeit für *Cerianthus lloydii* in diesen südlicheren Teilen des Verbreitungsgebiets liegen nicht vor. van Beneden schreibt (1898, S. 53): »J'ai constaté que le *Cerianthus lloydii* de notre littoral, — — —, n'est pas à maturité sexuelle à la fin de l'été. Des exemplaires dragués en juillet, en août et en septembre, ne renferment jamais ni oeufs, ni spermatozoides mûrs. L'état des organes sexuels en été permet de penser que *C. lloydii* se reproduit au premier printemps.

S. Runnström hat (1931) Zooplankton im Herdla- und Hjeltefjord an der norwegischen Westküste untersucht. Er fand dort *Cerianthus*-Larven von März bis Juni, mit Maximum im April. Die Larven sind nicht näher bestimmt. Wahrscheinlich handelt es sich auch hier um *Synarachnactis bournei*. *Cerianthus lloydii* findet sich an der norwegischen West-

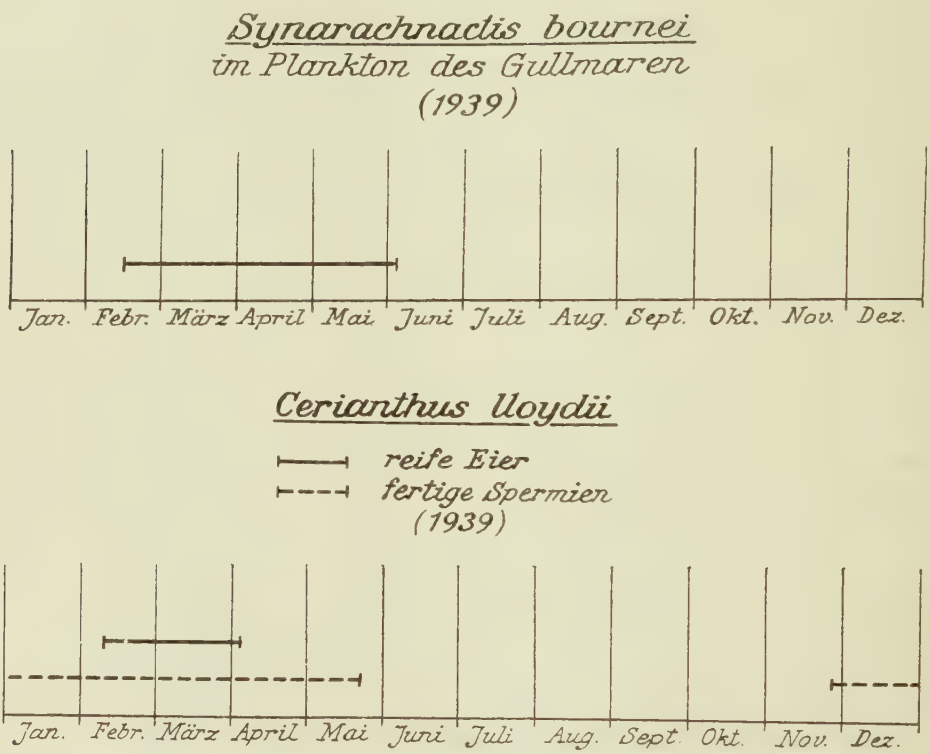


Diagramm 1.

küste, und die Zeit des Auftretens der Larven stimmt gut mit der Fortpflanzungsperiode von *Cerianthus lloydii* an der schwedischen Küste überein. Vgl. Diagramm 1.

Um die Übersicht über das Auftreten der verschiedenen Larvenstadien im Plankton zu erleichtern, werden folgende Bezeichnungen der Stadien eingeführt, wobei nur die Tentakelzahl berücksichtigt wird.

I. Das *0-Tentakel-Stadium* umfasst sowohl die Gastrula als das Stadium während der fortgesetzten Entwicklung, in dem das Stomodaeum gebildet ist, aber noch keine Tentakel angelegt sind.

II. Das *4-Tentakel-Stadium* umfasst Larven, bei denen die vier ersten Randtentakel angelegt oder fertiggebildet sind. Dieses Stadium

enthält also Larven von wechselnder Grösse und verschiedenem Alter. Im Aquarium brauchen die angelegten Tentakel ungefähr zwei Wochen, um volle Länge zu erreichen. Schon während der Anlegung des Stomodaeums, vor allem aber während dieser Periode erfolgt die Differenzierung in den Keimblättern — im Ektoderm treten Nesselzellen auf, im Entoderm werden gewisse vakuolisierte Zellen abgeschnürt.

III. Das *7-Tentakel-Stadium.* Ausser den beiden voll ausgebildeten Tentakelpaaren des vorhergehenden Stadiums finden sich weitere drei Randtentakel, darunter ein unpaares sog. Richtungstentakel. Um den Mund sind nun die beiden Verdickungen, die schon bei dem vorigen Stadium vorhanden waren, bedeutend vergrössert, und aus diesen gehen allmählich die beiden ersten Mundtentakel hervor. Randtentakel : Mundtentakel = $\frac{7}{2}$. Zum 7-Tentakel-Stadium werden alle Larven gerechnet, bei denen 7 Randtentakel angelegt oder voll ausgebildet sind. Hier wie beim vorigen Stadium wechselt also das Alter der Larven.

In Aquarien dauert es etwa drei Wochen, bis die neuangelegten Tentakel normale Länge erreicht haben. Hierauf wird das vierte Tentakelpaar angelegt, und die Larve gehört nun zum

IV. *9-Tentakel-Stadium.* Dieses Stadium hat ausser den neun Randtentakeln zwei oder vier Oraltentakel. Randtentakel : Oraltentakel = $\frac{9}{2}$ oder $\frac{9}{4}$. Nach zwei bis drei Wochen wird ein neues Randtentakelpaar angelegt, und die Larve erhält deshalb die Bezeichnung:

V. Das *11-Tentakel-Stadium.* Randtentakel : Oraltentakel = $\frac{11}{4}$. Dieses Stadium kann im Plankton angetroffen werden, obgleich es bedeutend seltener ist als die vorigen.

Die frühesten Stadien, die an den Laichstellen gefangen werden, sind fertige Gastrulae. Da die Eier normaliter das Muttertier unbefruchtet verlassen und die Entwicklung bis zur Gastrula drei Tage in Anspruch nimmt, erwartet man, auch frühere Stadien im Plankton zu finden. Bei Aquariumversuchen zeigt sich indes, dass die Eier, die nur mit einer dünnen Eimembran versehen sind, während der Reduktionsteilung und der frühesten Entwicklung ausserordentlich empfindlich gegen Berührung und kräftige Durchströmung sind. Es ist deshalb nicht zu verwundern, dass jüngere Stadien als Gastrulae nicht die unsanfte Behandlung vertragen, die beim Fischen mit dem Planktonnetz unvermeidbar ist. Die Gastrula-Stadien mit ihren ausgebildeten Stützlamellen kann man völlig unbeschädigt in den Proben erhalten, und auch die Passage durch das weniger salzige Oberflächenwasser ist für die weitere Entwicklung dieser Stadien nicht verderblich.

Im Plankton des Gullmarfjords treten Stadien, welche die Gastrulation abgeschlossen haben, frühestens in der ersten Februarhälfte auf. Diese stammen aus Planktonproben, die auf den Stationen G. 5 (zwischen Långegap und Släggön im äusseren Teil des Gullmarfjords) und Dynan[1] vom Boden heraufgeholt wurden. Diese frühen Stadien finden sich nicht in Horizontalproben aus 0, 5, 10 und 20 m Tiefe von den genannten Stationen. Larven von den flachen Fundorten für *Cerianthus lloydii* in den Strömmarna können zwar in den Gullmarfjord getrieben werden, und es wäre deshalb nicht ausgeschlossen, dass frühe Stadien (0-Stadien) auch in den oberen Wasserschichten des Gullmarfjords angetroffen werden könnten. Dies war jedoch nicht der Fall.

Obgleich der Bestand von *Cerianthus lloydii* in den Stömmarna geschlechtsreif wird, scheint er zu arm an Individuen zu sein, um einen merklichen Beitrag früher Larvenstadien im Plankton des Gullmarfjords liefern zu können. Im Gegenteil sprechen die individuenreichen Proben von der Gullmar-Schwelle bei einem Vergleich mit Proben aus den Strömmarna und den inneren Teilen des Fjords (Alsbäck und Bredungen) dafür, dass diese jungen Stadien von den *Cerianthus-lloydii*-Fundorten ausserhalb des Fjords in 80—100 m Tiefe und draussen im Skagerak nach innen transportiert werden. Am sichersten findet man also die frühesten Stadien beispielsweise auf der Station Dynan (70—80 m).

Zu Beginn der Fortpflanzungszeit hat ein Protokoll über Planktonfang auf den Stationen G. 5 und Dynan folgendes typisches Aussehen (Horizontalfischen, 15 Min., offenes Planktonnetz von 1 m Durchmesser Müllergaze Nr. 12):

G. 5

15.2.39.	Oberfläche	negativ
	5 m	
	10 »	»
	20 »	»
	30 »	»
	40 »	*positiv, 0-Stadien.*

Dynan

17.2.39.	Oberfläche	negativ
	10 m	»
	20 »	»
	70 »	*positiv, 0-Stadien.*

Anfang März findet man auf denselben Stationen sowohl 0-Stadien als 4-Tentakel-Stadien. Die letzteren zeigen eine bedeutend grössere vertikale Verbreitung als die 0-Stadien. So beispielsweise bei G. 5 am 10. März:

[1] Vgl. S. 95.

G. 5

10.3.39.	Oberfläche . . .	positiv,	4-Tentakel-Stadien
	20 m	»	»
	40 »	»	0-Stadien + 4-Tentakel-Stadien.

Im April überwiegen Larven mit 4 und 7 Tentakeln. Einen typischen Larvenbestand aus Plankton zeigt Taf. 6, Fig. 6. Hier finden sich noch Cerinula-Larven (*cer*).

4-Tentakel-Stadien besitzen dank den bewimperten Tentakeln und möglicherweise auch dank den vakuolisierten Entodermpartien ein ausgezeichnetes Schwimmvermögen. Sie können nun auch, wenngleich selten, in den Oberflächenproben angetroffen werden. Überhaupt kommt *Synarachnactis bournei*, auch unter älteren planktonischen Stadien, sowohl im Gullmarfjord als im Skagerak sparsam in den Oberflächenschichten vor.

Bei Anwendung gewöhnlicher Planktonnetze kann man nur konstatieren, dass die Larven nach den oberen Wasserschichten steigen. Über die Verbreitung in einem bestimmten Niveau können dagegen Planktonproben Aufschluss geben, die mit Schliessnetzen gewonnen werden.

Ein Material, das mit verschliessbaren Ringnetzen von 1 m Durchmesser im Kattegatt und Skagerak erhalten wurde, zeigt unter anderem, dass *Synarachnactis* mit 7 und 9 Tentakeln von zahlreichen Stationen Anfang Mai in 10, 20 und 30 m Tiefe ungefähr gleich stark vertreten ist. Gerade während des 7-Tentakel-Stadiums und des 9-Tentakel-Stadiums müssen die Larven — soweit die Verbreitung auf ihrem eigenen Zustand beruht — grosse Möglichkeiten haben, in oberflächliche Schichten zu gelangen. In demselben Material, das mit Ringnetzen von 1 m Durchmesser gewonnen wurde, enthalten die Oberflächenproben nur seltener *Synarachnactis*-Larven. In den Fällen, wo die Oberflächenproben aus dem Kattegatt und Skagerak *Synarachnactis* enthielten, handelte es sich um Larven mit 7 oder 9 Tentakeln. Die Proben, die im Skagerak mit Schliessnetzen erhalten wurden, lieferten Anfang Mai bedeutend weniger *Synarachnactis*-Larven aus 80—40 m als aus 20—10 m Tiefe.

Das Diagramm über das Vorkommen der verschiedenen *Synarachnactis*-Stadien im Plankton (Diagr. 2) gründet sich auf Planktonproben, die auf Station G. 5 im Februar bis Juli täglich, auf der Station Dynan im Februar und März jeden zweiten Tag und in den übrigen Jahreszeiten auf beiden Stationen einmal wöchentlich heraufgeholt wurden.

Das Auftreten der frühesten Stadien fällt ziemlich mit dem Diatomeenmaximum oder der sog. Frühlingsblüte zusammen, während welcher auch viele Tiere des Litorals ihre Fortpflanzungsperioden haben. Mit der zunehmenden allgemeinen Planktonarmut des Sommers verschwindet auch *Synarachnactis* in der ersten Junihälfte. Da Eier, welche die Reduktionsteilung durchgemacht haben, ungefähr während eines Monats

abgegeben werden, müssen die Larven, die man im Plankton antrifft, wechselndes Alter haben.

So bekommt man im März gewöhnlich 0-Stadien und 4-Tentakel-Stadien in denselben Proben, während man beispielsweise im April sowohl 4- und 7-Tentakel-Stadien als 9-Tentakel-Stadien findet. Larven mit 11 entwickelten Tentakeln (Randtentakeln) wurden nur ein paarmal im Plankton gefangen, und zwar Ende Mai und Anfang Juni.

In der Regel scheinen die voll ausgebildeten 9-Tentakel-Stadien die

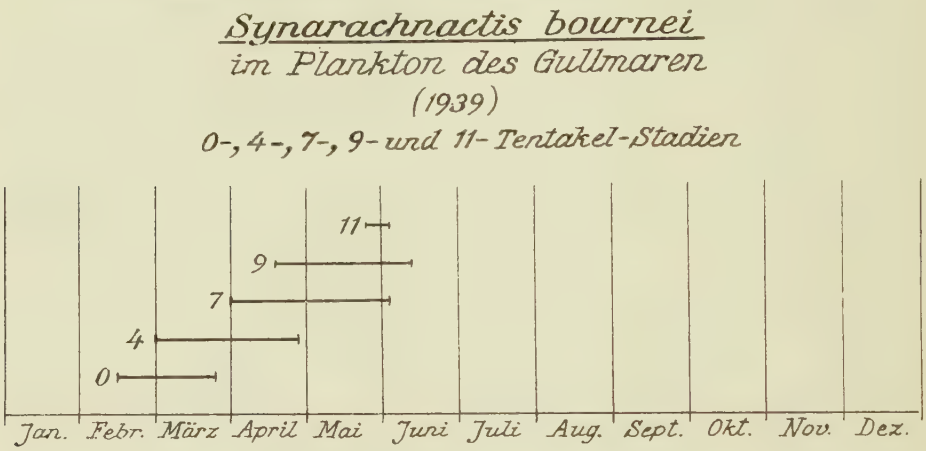


Diagramm 2.

Planktonfauna zu verlassen und auf den Boden zu sinken. In der Hauptsache erfolgt also der Übergang von der planktonischen zur Bodenform im Mai und Anfang Juni.

Man findet nun die Larven, mit 9 oder 11 Randtentakeln versehen, in Lehm oder Sand in ihren dünnen Röhren liegen. Wie das obige Diagramm zeigt, kommen also *Cerianthus-lloydii*-Larven etwa vier Monate (Ende Februar bis Anfang Juni) im Plankton längs der schwedischen Westküste vor. Dasselbe gilt auch für das Skagerak. Das Gesagte bezieht sich auf Jahre mit normalen Temperaturverhältnissen. Bei ausser-gewöhnlichen Temperaturen im Meer, wie sie in den letzten Jahren geherrscht haben, können sich die mitgeteilten Zeiten des Vorkommens stark verändern. Der Winter 1941—42 gehört zu den kältesten der letzten hundert Jahre. In den Wintern 1939—40 und 1940—41 war die Eisbelegung an der schwedischen Westküste zwar bedeutend, aber der Winter 1941—42 schlägt den Rekord der drei Eisjahre mit einer exzeptionell langen Vereisung der ganzen Küste bis weit ins Meer hinaus.

Erst am 20. April war das Gullmargebiet in jenem Jahr eisfrei. Als das Eis endlich verschwand, wurde ein oberes Litoral blossgelegt, das

ausserordentlich arm an Leben war. Die Planktonflora und Planktonfauna waren ebenfalls bemerkenswert arm sowohl an Arten als an Individuen. Das Frühlingsmaximum mit den so typischen *Rhizosolenia* und *Chaetoceros* war um ein paar Monate verschoben. Der strenge Winter hatte auch die Entwicklung vieler Tierarten stark gehemmt, deren Larven normalerweise im Gefolge der Frühjahrsblüte aufzutreten pflegen. So zeigten sich z. B. Polychaetenlarven in sehr geringem Umfang. Unter dem Zooplankton dominierte im Gullmargebiet nach der Eisschmelze das *Synchaeta*-Plankton.

Was hier in erster Linie interessiert, ist das Vorkommen von Ceriantharienlarven im Plankton nach dem Eiswinter. Im April finden sich ja normalerweise gut entwickelte *Synarachnactis*-Larven allgemein im Plankton. Nach der Eisschmelze 1942 wurden überhaupt keine Larven erhalten. In der ersten Maiwoche wurden einige jüngere Stadien von *Synarachnactis*-Larven gefangen. Keine der erhaltenen Larven hatte das Cerinula-Stadium überschritten. Bemerkenswert ist nicht nur das durch die späte Eireife verzögerte Auftreten der Cerinula, sondern auch die auffallende Armut an Individuen. Diese Zeit ist sonst die günstigste für die Gewinnung der Larven auch ausserhalb der eigentlichen Laichstellen. Ohne mich auf beweiskräftige quantitative Untersuchungen berufen zu können, wage ich doch zu behaupten, dass die Menge der *Synarachnactis*-Larven im Plankton nach dem Eiswinter 1941—42 bedeutend geringer war als in Jahren mit mehr normaler Kälte.

Im Juni, wo normaliter *Synarachnactis* aus dem Plankton verschwindet, wurden in jenem Jahr die grössten Larvenmengen gefunden. Der Übergang zum Bodenleben dürfte hauptsächlich im Juli stattgefunden haben. Anfang August war jedenfalls der Übergang im Gullmargebiet abgeschlossen. Die Planktonproben gaben damals nämlich durchweg negatives Resultat. Auch in jenem Jahr mit seiner stark verschobenen Fortpflanzungszeit für *Cerianthus lloydii* gehörten die Larven im August offenbar nicht mehr der Planktonfauna an. Vgl. Leloup, 1931, Frequenzmaximum im August für *Synarachnactis bournei*, S. 127.

7. Festsetzung und Röhrenbau.

Bisher ist das eine Planktonstadium dem andern gefolgt, und das Äussere der Larve hat sich ganz unmerklich verändert. Wenn die Larve fertig ist, das Plankton zu verlassen, treten auffallendere äusserliche Veränderungen ein. In den letzten Tagen vor der Festsetzung nimmt das ektodermale Epithel an Dicke zu. Die Zahl der Längsmuskelfasern vermehrt sich. Die Larven verlieren immer mehr ihre Durchsichtigkeit. Der Aboralteil wird spitzer. An den Tentakelbasen und den Tentakeln

entwickelt sich Pigment. Zu dieser Zeit treten die Querbänder an den Tentakeln auf. Die Larve bewegt sich noch immer durch die Flimmerbewegung fort. Der Körper wird jetzt nicht immer in gerader Linie gehalten. Die aborale Partie wird oft nach unten oder auch — wenngleich seltener — nach oben in fast geradem Winkel zum übrigen Körper gehalten. Die Larve hält sich nun unmittelbar über dem Boden auf.

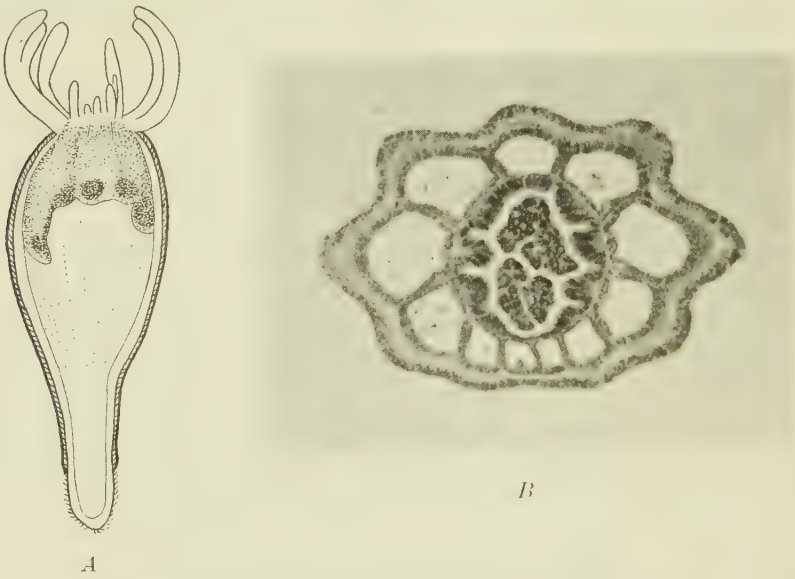


Fig. 8. *Cerianthus lloydii*. *A* Larve beim Übergang zum Bodenleben. Aboral sieht man ein schleimfreies, dicht mit Flimmerhaaren besetztes Gebiet. Vgl. Text. Vergr. ca. 20 ×. *B* Querschnitt durch eine festsitzende Larve (ca. 5 Monate alt). Weiteres siehe im Text. Vergr. ca. 40 ×.

Kommt eine solche Larve mit dem Bodensubstrat in Berührung, so erfährt ihr Aussehen ein paar auffallende Veränderungen. Diese erfolgen bisweilen in ein paar Sekunden und fallen dann stark in die Augen. Vor allem kontrahiert sich der Körper, wobei die Tentakel, die früher hinter dem Körper nachgeschleift wurden, eingezogen und dicht aneinander gelegt werden. Gleichzeitig senken sich das Stomodaeum und das Mundfeld tiefer in das Gastrocoel ein (Textfig. 8 *A*). Während dieser Veränderung können Reste der Vakuolzellen des Gastrocoels, die nun gewöhnlich aus einer Anzahl Gruppen von je zwei bis drei Zellen bestehen, aus dem Gastrocoel gepresst werden. Das Hinterende der Larve verlängert sich und zeigt grosse Bewegungsfähigkeit. Man kann nun einen durchgebrochenen Aboralporus bei den Larven antreffen. Eine Querschnittserie mag die innere Organisation einer Larve zeigen, die sich kürzlich festgesetzt hat (Textfig. 8). Ein Schnitt durch die untere oder

mittlere Stomodaeumregion trifft 10 vollständige Mesenterien, die den Körper in 10 Fächer teilen: ein Richtungsfach, ein ventrales Neubildungsfach und auf jeder Seite von diesen 4 Seitenfächer.

Auf einem Schnitt durch die Stomodaeumregion näher der Mundöffnung finden wir 11 Fächer und 11 vollständige Mesenterien. Ausserdem ragt ein kurzes, unvollständiges Mesenterium vom Entoderm der Körperwand in die Neubildungskammer hinein (Textfig. 8 *B*). Dies ist das linke Mesenterium des letzten Paares. Auf der rechten Seite reicht das Mesenterium auf einigen Schnitten schon bis zum Stomodaeumentoderm. Wenn die neuen Mesenterien nach dem Stomodaeum auswachsen, haben sie den Charakter eines Entodermzapfens, bestehend aus einer doppelten Reihe Entodermzellen, die durch eine Lamelle getrennt sind.

Das Ektoderm ist noch immer mit Flimmerhärchen besetzt. Der Reichtum des Epithels an Drüsenzellen ist auffallend. Wie bei früheren Stadien treten im Ektoderm Mastigophoren (« mastigophores microbasiques») auf. Dünnwandige Atrichen sind nun auch zahlreich, und Spirocysten können, wenngleich selten, ebenfalls nachgewiesen werden. Die Muskulatur, welche ausgebildet ist, ist vor allem die ektodermale Längsmuskulatur. Die Längsmuskelfasern sind an der Stützlamelle oder an Fortsätzen derselben befestigt. Von der entodermalen Muskulatur ist im allgemeinen noch nichts zu sehen. Oberhalb der Längsmuskelschicht ist nun die Nervenfaserschicht leicht wahrzunehmen.

Unterhalb des Stomodaeums sind nur drei Paar Mesenterien vorhanden. Von den Protomesenterien hat das Richtungsmesenterium aufgehört. Es reicht hier nicht viel weiter nach unten als das Stomodaeum. Die übrigen Mesenterien sind das Protomesenterium II und das Protomesenterium III sowie das Metamesenterium I. Von diesen drei Mesenterienpaaren ist das Protomesenterium II das längste. Jedoch reicht es noch nicht — wie bei älteren Individuen — bis zum aboralen Pol hinab. Keimzellen finden sich nicht in den Mesenterien von Larven, die sich kürzlich festgesetzt haben (vgl. *Arachnactis albida*, Geschlechtszellen im freischwimmenden Stadium, S. 230). Ebensowenig trifft man Keimzellen bei Individuen an, die vom Mai bis zum folgenden Winter der Bodenfauna angehört haben (Alter mit den Planktonstadien 1 Jahr).

Wenn die Larven die Planktonfauna verlassen, um sich im Bodensubstrat festzusetzen, haben sie gewöhnlich 9 Randtentakel und 4 kurze Oraltentakel (Taf. 6, Fig. 9, 12 und 13). Versuche, frühere Stadien durch Senkung des Wasserspiegels der Larvenaquarien zum Übergang zum Bodenleben zu bringen, misslangen. Larvenstadien mit weniger als 7 Tentakeln sterben in den Aquarien, wenn das Wasser zu flach ist. Die Muskulatur der Körperwand ist noch nicht genügend für das Boden

leben entwickelt. Vereinzelt gelang es, ein 7-Tentakel-Stadium zu veranlassen, sich im Bodensubstrat festzusetzen.

Wenn die Larve den Boden des Aquariums erreicht hat, gleitet sie mit Hilfe der Flimmerhärchen auf der Unterlage hin und her. Die ektodermalen Drüsenzellen sondern nun reichlich Schleim ab. Die Schleimabsonderung erfolgt vom ganzen Larvenkörper ausser von einer Partie um den aboralen Pol. Drüsenzellen im Epithel fehlen hier oder liegen spärlich verstreut (Textfig. 8 *A*).

Besteht der Boden des Aquariums nur aus festem Material (Glas,

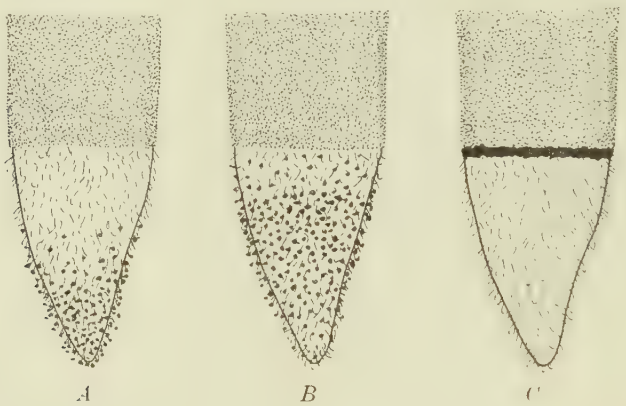


Fig. 9. *Cerianthus lloydii*. *A—B* Transport von Karminkörnern mit Hilfe der Flimmerhaare nach der Schleimhülle, die auf den Bildern punktiert ist. In *C* sind die Karminkörner zu einem dichten Ring in der Schleimhülle angesammelt.

Stein), so entstehen durch das Rückwärtsgleiten der Larven dünne, an beiden Enden offene Schleimröhrchen. Liegt eine Schicht Sand oder Lehm auf dem Boden, so sieht man, wie sich in dem Schleimröhrchen sowohl auf der Unter- als auf der Oberseite Teilchen des Bodensubstrats einmengen (Taf. 7, Fig. 4 und 5). Die Flimmerbekleidung am schleimfreien Teil des Hinterendes befördert Sandkörnchen oder Lehmteilchen nach dem Gebiet des Körpers, wo die zusammenhängende Schleimschicht beginnt (Textfig. 9). Je weiter die Larve gleitet, um so mehr verlängert sich der horizontale Schleimtunnel, der an der Unterlage festklebt. Neue Mengen Sand und Lehm bleiben im Schleim hängen. Erfolgen keine Muskelkontraktionen, so hat der Schleimtunnel gleichmässige Weite und zeigt eine einigermassen gleichmässige Einlagerung von Sand oder Lehm (Taf. 7, Fig. 4).

Obgleich eine hinreichende Menge Bodensubstrat von geeigneter Konsistenz vorhanden ist, können Larven aus unbekannter Ursache die horizontale Bewegung in der Oberflächenschicht der Unterlage tage- oder wochenlang beibehalten, ohne sich festzusetzen (Textfig. 10 *E*). In einigen

Fällen handelte es sich um Larven, die im letzten Planktonstadium keinen Zugang zu Nahrung hatten. Die Hinausschiebung der Festsetzung um mehrere Tage oder Wochen ist sicher als eine anormale Erscheinung zu betrachten. Dass die Larven sich sofort festsetzen, wenn sie den Boden erreicht haben, kommt indes höchst selten vor. Gewöhnlich gleiten

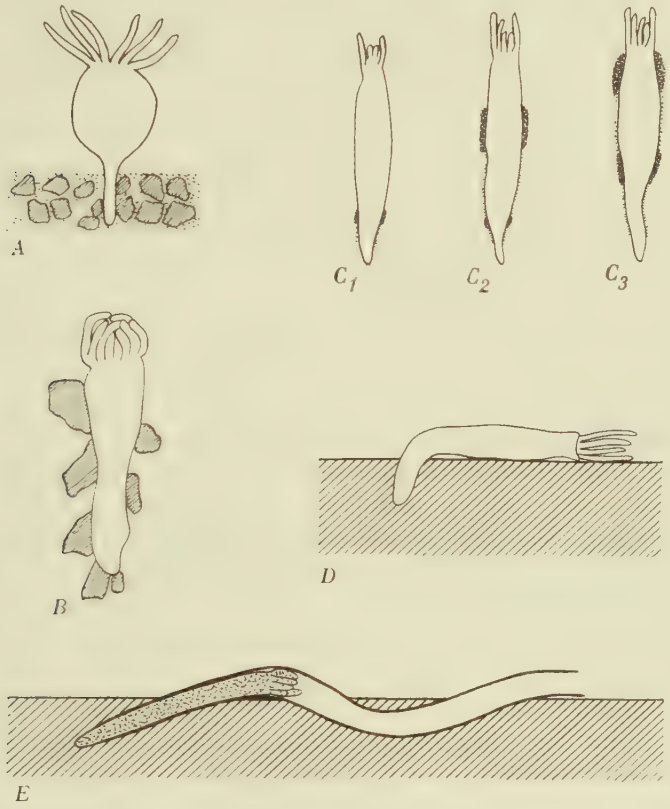


Fig. 10. *Cerianthus lloydii.* Festsetzung und Röhrenbau. *A—B* Festsetzung im Sand. Siehe weiteres im Text.

sie einige Minuten in der Oberflächenschicht der Unterlage hin. Während der Fortbewegung längs der Unterlage ist natürlich jede Nahrungsaufnahme unmöglich, weil die Tentakel kontrahiert sind und dicht zusammenliegen. Der schleimfreie Teil wird in das Bodensubstrat eingesenkt, und eine starke Kontraktion der Körpermuskulatur treibt das Hinterende in schiefem oder rechtem Winkel in die Unterlage hinein. Nach einigen Sekunden folgt eine zweite Kontraktion. Vgl. auch Textfig. 10 *C*.

Bei geeigneter Bodenbeschaffenheit — Lehm von mittlerer Härte oder Schalengriess — hat die Larve schon nach drei bis vier Kontrak-

tionen genügenden Halt in der Unterlage bekommen, um die Tentakelkrone entfalten zu können (Textfig. 10). Ist dies geschehen, so kann die Festsetzung selbst als beendigt angesehen werden, und die Larve kann nun wieder Beute fangen. Hat die Larve, bevor sie sich festgesetzt hat, ein langes horizontales Schleimröhrchen gebildet, welches fest geworden ist, so entstehen gewisse Schwierigkeiten für die Nahrungsaufnahme. Nicht immer zerreisst das Schleimröhrchen so, dass die Tentakelkrone frei wird und in die nahrungshaltige Wasserschicht hinaufreicht. In solchen Fällen kommt es vor, dass die Kontraktionen in der Körperwand weitergehen und die Larve dadurch tiefer in die Unterlage hinabdringt. Eine definitive Festsetzung kommt dann gewöhnlich nicht zustande. Wenn die Larve nicht von ihrem Röhrchen befreit und gefüttert wird, wird sie von Hungerreduktion betroffen, wobei sich unter anderm die Tentakel sehr beträchtlich verkürzen. Nach einigen Wochen stirbt sie solchenfalls aus Nahrungsmangel.

Wenn Festsetzung erfolgt ist und die Tentakel sich ausgestreckt haben, gehen die Schleimabsonderung und der Transport von »Fremdkörpern» aus der Unterlage weiter. Die nach den Seiten gestreckten Tentakel verhindern, dass die Schleimringe mit ihren Einlagerungen weiter nach oben geführt werden als bis zu den Tentakelbasen. Vgl. Textfig. 10 *C*. Die werdende Röhre erhält deshalb grössere Festigkeit am vorderen Körperende. Auf einem Querschnitt durch eine Larve, die sich soeben festgesetzt hat, sieht man im ektodermalen Epithel Massen von Atrichen (siehe Cnidom, S. 125). Diese sind in bedeutenden Mengen in der fertigen Röhre älterer Individuen enthalten. Bei der Festsetzung spielen Atrichen dagegen offenbar keine Rolle. Die Röhre einer Larve, die sich kürzlich im Aquarium festgesetzt hat, besteht deshalb nur aus Schleim mit eingelagerten Sandkörnchen oder Lehmteilchen. Ebenso verhält es sich mit Larvenröhren von Individuen, die schon einen oder zwei Monate der Benthalfauna an den natürlichen Fundorten der Art angehört haben.

In Röhren, die ein Jahr und älter sind, findet man indes sowohl leere als gefüllte Kapseln von Atrichen sowie Mengen von Atrichenfäden (Taf. 7, Fig. 6, 7 und 8). Im Gegensatz zu den Mastigophoren werden die Atrichen kräftig von z.B. Eosin oder Fuchsin gefärbt. Spirocysten, die bei *Cerianthus* hauptsächlich zur Nematocystenausrüstung der Tentakel gehören (vgl. Carlgren, 1940), treten mehr sporadisch in den Röhrenwandungen auf.

Auch ältere Individuen können sich eingraben und eine neue Röhre bilden, wenn man sie aus den alten Röhren herausnimmt und in ein Aquarium mit Lehm oder Sand legt. Die Röhrenbildung vollzieht sich in gleicher Weise wie bei den Larvenröhren. Von den Nesselzellen spie-

len hier vor allem die Atrichen eine wichtige Rolle für die Verankerung der Röhre und die Vergrösserung der Adhäsionsfläche für Sand- und Lehmteilchen. Die Schleimabsonderung ist auf der ganzen Körperoberfläche stark, ausser in einer aboralen Partie. Bevor noch die Schleimschicht nennenswerte Festigkeit erlangt hat, verlassen eine Anzahl Atrichen das Epithel. Die Atrichen bekommen an dem Teil, welcher der Kapsel zunächst liegt, einen dünnen Schleimüberzug. Die Kapsel liegt noch zwischen der Schleimhaut und der Körperwand (Textfig. 11).

Fig. 11. *Cerianthus lloydii.* Atrichen von der Körperwand in Schleim. Weiteres siehe im Text.

Die Atrichen kommen gewöhnlich in zwei Grössenklassen vor (Kapsellänge ca. 0,068 mm bzw. 0,047 mm; Länge des Fadens ca. 20 × die Kapsellänge).

Devaginierte Mastigophoren und Spirocysten scheinen keine Rolle für den Aufbau der Röhre von *Cerianthus lloydii* zu spielen. Vgl. Pax, 1934. So trifft man äusserst selten Mastigophoren in alten Röhren an. Wenn man überhaupt welche findet, so ist der Nesselfaden gewöhnlich nicht ausgestülpt.

In alten Röhren von *Cerianthus lloydii* findet man oft zahlreiche Diatomacéen.[1] Diese halten sich nicht nur in der Peripherie der Röhre auf, sondern man sieht sie auch in der dem Epithel zunächst liegenden Schleimschicht hingleiten (Taf. 7, Fig. 8).

[1] So finden sich im allgemeinen auf der Innenseite von Röhren aus den Strömmarna zwei Arten, *Navicula Schmidtii* und *Tropidoneis maxima* (Bestimmungen von Fil. Dr. Astrid Cleve-Euler ausgeführt).

8. Zusammenfassung der wichtigsten Resultate. Cerianthus lloydii.

1. Die Oocyten gehören zum Entoderm. Sie werden im Sommer angelegt und an der Stützlamelle verankert. Die spärlich vorkommenden Zellen dieser Lamelle entwickeln sich nicht zu Oocyten. Die Deutoplasmaaufspeicherung der Oocyten findet vor allem im Spätsommer und Herbst statt. Das Material für die Nahrungsaufspeicherung wird offenbar hauptsächlich aus umgebenden ölreichen Zellen des Entoderms sowie aus dem Gastrocoel durch einen Verbindungsstrang (Trophonema) mit der Epitheloberfläche entnommen. Nachbaroocyten werden nicht aufgenommen. In Normaljahren ist das Wachstum der Oocyten im Januar beendet. Reife Eier treten ungefähr während eines Monats von Mitte Februar an auf.

2. Die Reduktion erfolgt durch eine Mitose. Die Reduktionsteilung geschieht im Gastrocoel oder unmittelbar, nachdem die Eier dieses verlassen haben. Der Teil der reifenden Oocyte, welcher in unmittelbarer Berührung mit dem Verbindungsstrang nach dem Epithel steht, ist der animale Pol. Die beiden Richtungskörper, welche dieselbe Grösse haben, fallen sofort nach ihrer Entstehung ab. Sie enthalten ausser Chromatin Cytoplasma aus der peripheren Schicht der Oocyte, aber kein deutoplasmatisches Material.

3. Das reife Ei besteht aus einem zentralen deutoplasmareichen Teil, umgeben von einer peripheren cytoplasmareichen, aber deutoplasmaarmen Zone. Ausserhalb dieser befindet sich eine dünne, ebene Eimembran. Die Grösse der Eier schwankt. Unter geschlechtsreifen Tieren geben kleinere Individuen nicht nur weniger Eier, sondern auch solche mit kleinerem Durchmesser als grössere Individuen.

4. Hodenfollikel werden zu derselben Zeit angelegt, zu der Oocyten in den Mesenterien auftreten. Ein Hodenfollikel wird durch Einwanderung einer Gruppe Keimzellen gebildet. Diese gehören ebenso wie die entstehenden Eier dem Entoderm an. Die Zellen der Mittellamelle können keine Hodenfollikel ausbilden. Fertige Spermien finden sich in den Hodenfollikeln von Dezember bis Mai. Die Spermien sind typische Nematospermien mit konischem Kopf.

5. Fremdbefruchtung ist das Normale, obgleich die Geschlechtsprodukte in den hermaphroditischen Mesenterien synchron reifen. Beim Laichen erfolgt die Spermienabgabe vor der Eiablösung. Eiablösung ohne vorhergehende Spermienausscheidung wurde nicht beobachtet. Die He-

bung einer deutlichen Befruchtungsmembran scheint keine Voraussetzung für fortgesetzte Entwicklung zu sein.

6. Lebensfähige Larven wurden nach superfizialer Furchung des Eies erhalten. Die Entodermbildung erfolgte durch Invagination. Die bewimperte Larve (Gastrula) schwimmt drei Tage nach der Befruchtung des Eies.

7. Die aus befruchteten Eiern entstandenen Gastrulae entwickeln sich zu *Synarachnactis bournei*. Damit ist die aus geographischen Gründen gemachte Annahme bewiesen, dass *Synarachnactis bournei* mit der planktonischen Jugendform von *Cerianthus lloydii* identisch ist.

8. Bei der Gastrula von *Cerianthus lloydii* wird das Stomodaeum rasch durch Einwachsen von Entoderm angelegt. Protomesenterium II ist das am frühesten auftretende Mesenterienpaar. Die Siphonoglyphe ist im Cerinula-Stadium angelegt.

9. Die Larven gehören der Planktonfauna drei bis vier Monate an. Cerinula-Stadien und ältere zeigen grosse Verbreitung in vertikaler Richtung. Der Übergang von der Planktonform zur Bodenform erfolgt im Skagerak und in den Fjorden der schwedischen Westküste in Normaljahren Ende Mai und Anfang Juni. Wenn die Larven das Planktonleben aufgeben, besitzen sie gewöhnlich 9 Randtentakel und 2 oder 4 Oraltentakel.

10. Die Larvenröhren bestehen aus Schleim und Lehmteilchen. Während des weiteren Wachstums werden von Nematocysten vor allem Atrichen in bedeutender Menge in die Röhren eingebacken. Die Geschlechtsreife ist nach einem Jahr noch nicht eingetreten. Individuen mit 20 Mesenterien (Mindestalter 1 Jahr) weisen während der Fortpflanzungszeit keine Geschlechtsprodukte in ihren Mesenterien auf.

III. Pachycerianthus multiplicatus Carlgren.

Textfig. 12 und Textfig. 13.

1. Oogenese.

Anlegung der Oocyte. Durch Mayers Methylgrünfärbung (vgl. S. 98) erhält man rasch einen orientierenden Überblick über die Verteilung der Oocyten und Hodenfollikel in den fertilen Mesenterien. Die Hodenfollikel und die Oocyten liegen hier wie bei andern Ceriantharien anscheinend regellos in demselben Mesenterium (siehe Textfig. 4). Wie bei *Cerianthus lloydii* gehören die Geschlechtszellen zum Entoderm. Eine Beschreibung des Baues der Mesenterien gibt Carlgren (1912, S. 8—10). In den Mesenterien findet man eine kräftige Stützlamelle, die von Pikrofuchsin stark rot gefärbt wird. Bis zur Lamelle reicht das Entoderm, welches bei fertilen Tieren reich an ölhaltigen Zellen ist. Das Entoderm hat hier wie bei *Cerianthus lloydii* (vgl. S. 100) das Aussehen eines lokkeren Netzwerks. Die Kerne des entodermalen Epithels liegen apikal. Zwischen die Epithelzellen sind Schleimdrüsen eingesprengt, deren Inhalt von Fuchsin rotgefärbt wird.

Die Anlegung der Geschlechtszellen ist nicht wie bei *Cerianthus lloydii* auf eine bestimmte Zeit des Jahres beschränkt. Bei *Pachycerianthus* kann man deshalb in ein und demselben Mesenterium wachsende Oocyten in den verschiedensten Stadien neben Oocyten finden, die ihr Wachstum abgeschlossen haben und im Begriff stehen, das Mesenterium zu verlassen.

In gewissen Partien des Mesenterialepithels findet man zu verschiedenen Zeiten des Jahres, dass sich runde Zellen mit unbedeutendem Plasma in Strängen sammeln und in die Mittellamelle einwandern (Taf. 1, Fig. 9, *kz*). Dies sind Keimzellen. Diese Wanderung nach der Lamelle zu ein und demselben Zeitpunkt scheint auf bestimmte Partien des Mesenteriums beschränkt zu sein. Eine frühe morphologische Differenzierung der Keimzellen scheint nicht vorzukommen. Erst wenn die Keimzellen die Nähe der Mittellamelle erreichen, kann man von einer morphologischen Differenzierung sprechen. Die Keimzellen, welche zu Oocyten werden, verraten sich, bald in Kontakt mit der Lamelle, durch die angeschwollenen Keimbläschen (Taf. 8, Fig. 1).

Der Textfigur 14 liegt eine Querschnittserie durch ein Mesenterium zugrunde, welches kurz vor dem Konservieren entwicklungsfähige Eier

Fig. 12. *Pachycerianthus multiplicatus.* Aus der Röhre herausgenommen. Randtentakel quergerändert. Oraltentakel einfarbig. Photo von lebendem Material. Ca. $^1/_3$ nat. Grösse.

Fig. 13. *Pachycerianthus multiplicatus.* In der Röhre sitzend. Im oberen Teil der Röhre ein Kranz von Ascidiella aspersa.
Ca. 1/3 nat. Grösse.

geliefert hat. Vgl. Taf. 1, Fig. 9. Auf Textfig. 14 liegt eine Reihe Zellen unter dem Epithelrand. Hier treten sie als gut abgegrenzte Zellen mit zentralem Kern hervor. Auf derselben Textfigur sieht man auch rundliche Zellen, welche in Kontakt mit der Lamelle gekommen sind. Zellen, welche Mittellagen einnehmen, kommen gleichfalls vor. Die werdenden Oocyten verlieren im Kontakt mit der Lamelle bald ihre runde Form. Der Teil, welcher der Lamelle anliegt, wird abgeplattet. Das Cytoplasma tritt im Vergleich mit dem Inhalt des Kernes wenig hervor. Das Chromatin zeigt eine reiche Teilung in dichte Schleifen. Mesogloeale Ausläufer der Lamelle umgeben binnen kurzem die Oocyten. In den jungen Oocyten tritt nun ein Keimbläschen mit stark färbbarem Nucleolus auf. Erst hierauf beginnen allmählich wahrnehmbare Veränderungen im Cytoplasma der Oocyte.

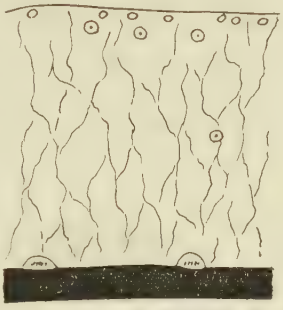


Fig. 14. *Pachycerianthus multiplicatus.* Keimzellen in Mesenterium (schematisch). Weiteres im Text.

Wachstum und Deutoplasmabildung. Das Cytoplasma nimmt an Volumen zu, und seine Struktur wird pilzartig. Es wird auf Schnitten kräftig von Eisenhämatoxylin gefärbt. Vorher nimmt das Cytoplasma nur unbedeutend Farbe an. Das Keimbläschen bleibt einige Zeit im Zentrum liegen. Gradweise buchtet sich das Cytoplasma von der Lamelle aus. Hierbei behält der Kern seine frühere Lage und verbleibt so eine Zeitlang in dem Teil der Oocyte, der in die Lamelle hinabsinkt (Textfig. 15). Die Wachstumsperiode mit ihrer beträchtlichen Materialaufspeicherung in den Oocyten ist offensichtlich eingetreten. In unmittelbarer Nähe des Keimbläschens kann das Cytoplasma auf Schnitten eine andere Struktur aufweisen als in der Oocyte im übrigen. Differenzierungen des Cytoplasmas treten im übrigen noch nicht auf. Die Oocyte hat nun einen Durchmesser von ungefähr 0,30 mm erreicht — kaum die Hälfte des Durchmessers der fertigen Oocyte.

Fig. 15. *Pachycerianthus multiplicatus.* Wachsende Oocyten. In *B* beginnende Deutoplasmabildung. Vergr. ca. 100 ×.

In der Folge nimmt der Kern eine mehr oder weniger zentrale Lage ein. Während des weiteren Wachstums finden Veränderungen in den

Teilen des Cytoplasmas statt, die dem Kern zunächst liegen. In dem dichten, pilzartigen Plasma treten runde Granulae auf, die eine gewisse Neigung haben, sich mit Pikrofuchsin rot zu färben. Auf mit Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin gefärbten Schnitten erscheinen sie deutlich in dem von Eisenhämatoxylin dunkelgefärbten pilzartigen Plasma (Taf. 1, Fig. 6 und 7). Diese Körner bilden bei ihrem ersten Auftreten oft eine sichelförmige Partie in der Nähe des Kernes (Taf. 1, Fig. 6). Bei älteren Oocyten kann man diese Gebilde als einen zusammenhängenden Mantel

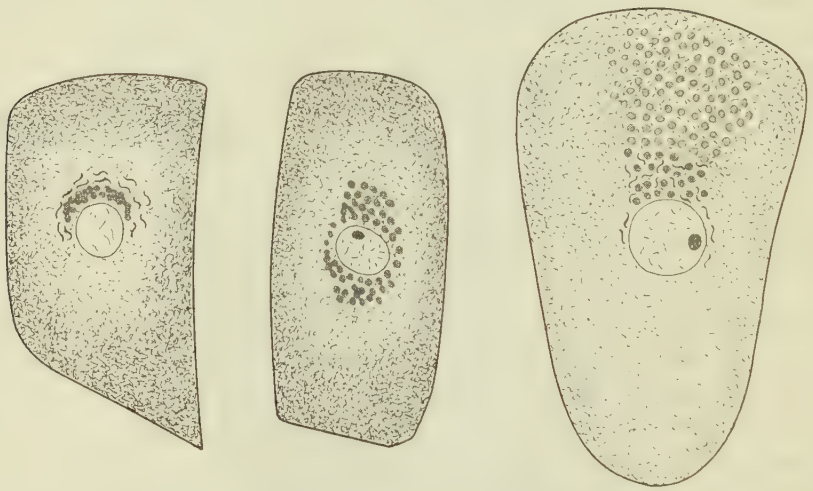


Fig. 16. *Pachycerianthus multiplicatus.* Deutoplasmabildung in Oocyten. Die Dotterkörner erscheinen am frühesten um den Kern, werden allmählich gegen die Peripherie der Oocyte verschoben. Vergr. ca. 100 ×.

um den Kern wahrnehmen. Vgl. *Molgula*, Crampton, 1899. Die dichten, runden Körner verschieben sich nach der Peripherie der Oocyte und werden grösser und weniger dicht. Sie werden noch, wenngleich bedeutend schwächer als vorher, von Pikrofuchsin gefärbt (Textfig. 16). Die Körner werden nun orange bis gelb gefärbt. Bei einem Vergleich mit lebendem Material wird man in der Ansicht bestärkt, dass hier die Dotterkornbildung in vollem Gang ist. Diese beginnt in unmittelbarer Nähe des Kerns. Die fertigen Dotterkörner nehmen bald die Peripherie ein, während die Dotterkornbildung noch immer in einer Zone zunächst dem Kern weitergeht (Textfig. 16). Das Grundcytoplasma der Oocyte wird allmählich in zentrifugaler Richtung von ziemlich einheitlichen Dotterkörnern erfüllt.

In den Oocyten, in denen die Bildung von Dotterkörnern in Gang gekommen ist, tritt allmählich ein neues Element im Plasma auf. In dem pilzartigen Plasma unmittelbar an der Kernmembran erscheinen kurze Fäden, die auf Schnitten stark von Eisenhämatoxylin gefärbt sind.

Diese Fäden sind oft spiralförmig. Sie breiten sich in dem Gebiet der Dotterkornbildung aus und treten in der Oocytenperipherie zwischen den fertigen Dotterkörnern auf (Textfig. 16). Diese spiralförmigen kurzen Fäden sind nicht nur bei konserviertem Material, sondern auch bei lebenden Oocyten nachweisbar. Im fertigen Ei finden sie sich noch immer als Fäden — oft noch spiralförmig — zwischen den Dotterkörnern und sind nun gleichmässig im ganzen Ei verteilt (Taf. 9, Fig. 1, *gf*). Wahrscheinlich sind diese Fäden Differenzierungen des Cytoplasmas. Vgl. S. 148.

Ernährung. Wie die Materialaufspeicherung in der Oocyte während der Wachstumsperiode erfolgt und woher das Material genommen wird, das sind natürlich interessante, aber leider schwere Fragen. Viel ist über das Oocytenwachstum bei anderen Coelenteraten geschrieben worden (Weismann. 1883; Hill, 1906; Schaxel, 1910; G. T. Hargitt, 1919 u. a.). In der Hauptsache hat man zwei Typen von Nahrungszufuhr nach der Oocyte unterschieden. Der eine Typus soll durch Resorption von Nachbarzellen gekennzeichnet sein. Dieser Typus findet sich unter anderm bei *Hydra*, *Tubularia* und *Pennaria*. In dem zweiten Fall soll Nahrung direkt aus dem Gastrocoel oder umgebenden Zellen bei dem Oocytenwachstum verwendet werden. Hierfür werden viele Beispiele in der Literatur angeführt, z. B. *Clava*, *Hydractinia* und *Aurelia* (G. T. Hargitt, 1919).

Bei *Pachycerianthus* können jüngere Oocyten in Kontakt mit Zellen stehen, die vom Epithelrand eingewandert sind. Es ist wahrscheinlich, dass diese Zellen als nährende Zellen fungieren. In Kontakt mit den wachsenden Oocyten verändert sich ihre Struktur stark (Taf. 8, Fig. 1). Es ist möglich, dass diese Zellenelemente als abortive Keimzellen aufzufassen sind. Während der Oogenese findet man keine Zeichen, welche darauf deuten, dass in der Stützlamelle eingeschlossene Zellenelemente sich zu Oocyten entwickeln oder bereits angelegten Oocyten Nährmaterial liefern können. Vgl. von Heider, 1879, S. 241—243. Im Gegenteil sprechen meiner Ansicht nach gerade bei *Pachycerianthus* gewisse Gründe dafür, dass die Zellenelemente der Mesogloea Zellen sind, welche ursprünglich dem Entoderm angehörten. Diese sind nach der Lamelle eingewandert, wo sie sich durch Nahrungsabgabe an wachsende Oocyten stark verändert haben.

In den wachsenden und fertigen Oocyten findet man niemals Reste von Kernen nährender Zellen, »pseudo-cells«. Vgl. E. B. Wilson, 1900, S. 150 und G. T. Hargitt, 1919. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Zellreste der Mittellamelle als abortive Keimzellen aufzufassen sind. Finden sich nun keine Zellen in der Lamelle bei Tieren, bei denen noch keine Oo-

cyten angelegt sind? Eine Untersuchung von Larven und jungen festsitzenden Tieren mit gut entwickelten Mesogloealamellen, aber ohne angelegte Geschlechtszellen ergibt, dass die Stützlamellen bei diesen frei von Zellen sind. Die Anlegung von Geschlechtszellen und das Auftreten von Zellen in der Stützlamelle erfolgt offensichtlich einigermassen synchron.

Wahrscheinlich wird auch bei *Pachycerianthus* beim Oocytenwachstum gelöste Nahrung aus dem Gastrocoel verwendet. Vgl. *Cerianthus lloydii*. Für eine solche Möglichkeit spricht nicht nur die entodermale Lage der Geschlechtszellen. Vgl. craspedote Medusen. Bei älteren Oocyten fehlt stückweise die Mesogloea ganz in dem Gebiet der Oocytenperipherie, die dem Epithelrand zunächst liegt. Hier befindet sich gegen Ende der Wachstumsperiode auch das Keimbläschen (Taf. 3, Fig. 5; Taf. 8, Fig. 2).

Bei *Pachycerianthus* treten bei Hunger schon nach einigen Tagen starke Veränderungen in den Oocyten auf. Hierbei kann es zu einer partiellen Resorption in den Mesenterien kommen. Im Hungerzustand können die Oocyten nicht zur Reife gebracht werden.

Die fertige Oocyte und ihre Ablösung aus dem Mesenterium. Die fertige Oocyte, welche das Mesenterium verlässt oder im Begriff steht, dies zu tun, hat einen Durchmesser von ca. 0,75 mm. Der Kern liegt peripher in engem Kontakt mit der Oocytenmembran. Das Chromatin des Keimbläschens wird von Eisenhämatoxylin gefärbt, aber jetzt bedeutend schwächer als in wachsenden Oocyten. Der Nucleolus zeigt deutlicher als in früheren Stadien eine ausgesprochene Schichtung in Rinde und Mark. Gewöhnlich haben die fertigen Oocyten nur einen Nucleolus, aber dieser ist stets vorhanden. Seltener findet man zwei oder mehrere Nukleolen. Der Nucleolus ist in der Oocyte, welche fertig ist, das Mesenterium zu verlassen, besonders im Mark mit Vakuolen versehen (Taf. 3, Fig. 5). Schon während die Oocyte noch im Mesenterium liegt, beginnt das Keimbläschen sich aufzulösen. Die Kernmembran wird immer diffuser. Das Chromatin färbt sich nicht mehr und tritt daher nicht auf Schnitten hervor. Der Nucleolus ist indes noch vorhanden und scheint jetzt frei im Cytoplasma zu liegen.

Der Mesogloaring, welcher die fertige Oocyte umgibt, ist in dem dem Epithelrand zugekehrten Teil äusserst dünn. Eine Platte von Epithelzellen, welche kurze Zeit mit der Oocyte in dem Teil der Peripherie in Kontakt gestanden hat, wo der Kern lag, wird zusammengedrückt oder aufgelöst. In dem dünnen Epithel entsteht ein schmaler Spalt, und durch diesen gleitet das Ei hinaus. Dies geht langsam, da eine starke Formveränderung notwendig ist. Man sieht, wie die Dotterkörner während des Hinausgleitens im Grundcytoplasma schwimmen und umgelagert werden.

Die Verbindung zwischen dem Mesogloearing und der Eimembran wird abgebrochen. Während des Wachstums der Oocyte ist diese Verbindung fest. Beim Freipräparieren einer wachsenden Oocyte erweist es sich als schwer, die Eimembran von der umgebenden Mesogloea zu trennen.

Die Oocytenmembran, deren Elastizität während der Ausstossung der fertigen Oocyte auf harte Proben gestellt wurde, nimmt bald ihre frühere Form wieder an und ist nun von einer Schleimschicht überzogen. Diese stammt vom inneren Teil des Mesogloearings und wenigstens bisweilen von den Drüsen, die bei *Pachycerianthus* in grosser Anzahl auf den Rändern der Mesenterien sitzen. Während des Herausgleitens aus dem Mesenterium kann Material aus diesen Drüsen auf die Oocyten gepresst werden. Diese Schleimschicht löst sich ziemlich rasch auf, wenn die Eier ins Wasser gelangt sind. Ob sie eine spezielle Funktion hat, abgesehen davon, dass sie vielleicht die Reibung vermindert, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu sagen.

In ihrem Ursprung zeigt diese Schleimschicht grosse Übereinstimmung mit der Eihülle, die man bei einigen Aktinien beobachtet hat (*Actinia equina*, Lacaze-Duthiers, 1872; *Peachia hastata*, Faurot, 1895; *Urticina*, Appellöf, 1900). Unter anderm bei *Urticina* erstarrt die Eihülle in Form auslaufender Stacheln. Vgl. Appellöf, 1900, S. 4—6.

Reduktion. Wenn die Oocyten in das Gastrocoel des Muttertiers gelangt sind oder dasselbe verlassen haben, treten rasch eine Reihe Veränderungen in ihnen ein. Vom Inhalt des Keimbläschens ist nun unter dem Mikroskop nichts mehr nachweisbar. Der Nucleolus ist also jetzt auch verschwunden. Es dauert indes nicht lange, bis peripher eine Kernspindel sichtbar wird. Diese ist die erste Richtungsspindel. Die Chromatinreduktion vollzieht sich wie bei *Cerianthus lloydii* rasch. Die Richtungskörper liegen nicht mehr unter der Eimembran wie bei einigen anderen Coelenteraten, z. B. der Meduse *Pelagia noctiluca*. Vgl. Schaxel, 1910. Sie sind vielmehr nach ihrer Abschnürung sehr lose an der Eimembran befestigt. Ausserhalb der Eimembran befindet sich keine schützende Haut, welche die Richtungskörper noch lange während der Furchung zurückhält, wie z. B. bei Anneliden und Gastropoden.

Die Richtungskörper lösen sich unmittelbar nach ihrer Bildung vom Ei ab. Aus disem Grunde, und weil die ganze Reduktion sehr rasch verläuft, ist es auch hier mit grossen Schwierigkeiten verbunden, Material der Reduktionsteilung für Schneiden und Photographieren zu bekommen. Über die Reduktionsteilung und die Richtungskörper siehe im übrigen *Cerianthus lloydii*, S. 104 und Taf. 3, Fig. 2, 3, 4, 8 und 9. Vgl. auch Allg. Teil, S. 198.

Das reife Ei. Das reife lebende *Pachycerianthus*-Ei ist in auffallendem Licht schwach olivengrün wie das *Cerianthus*-Ei. Es ist bedeutend grösser als das Ei von *Cerianthus lloydii*. Der Durchmesser des *Pachycerianthus*-Eies beträgt ungefähr 0,75 mm. Die Grösse des Eies beruht natürlich auf dem grossen Dotterreichtum. Das Ei ist mit runden Dotterkörnern gefüllt, welche überall von gleicher Grössenordnung sind, ausser in den peripher sten Teilen, wo sie etwas kleiner sein können als mehr zentral.

Die Dotterkörner des Eies haben immer runde Form. Dotterkörner von anderer Form auf Schnittpräparaten müssen Artefakte sein. Hiervon kann man sich an lebendem Material überzeugen. Das Grundcytoplasma, das im reifen Ei stark gegenüber der kräftigen Deutoplasmaanlagerung zurücktritt, kann auf Schnittmaterial Fadenstruktur zeigen. Bei lebendem Material ist das Grundcytoplasma dagegen homogen und strukturlos, aber bei Zusatz von Essigsäure können schon bei einer Konzentration von weniger als 1 % (z. B. bei Mayers Methylgrünfärbungen, 0,50—0,75 %) Fadenstrukturen im Cytoplasma auftreten.

Wenn man die Eimembran bei lebendem Material verletzt, fliesst das Grundcytoplasma sehr leicht zusammen mit den Dotterkörnern aus. Das dünnflüssige Grundcytoplasma enthält jedoch ausser den Dotterkörnern gewisse Einschlüsse. Man findet im Cytoplasma des reifen Eies sowohl bei lebendem als bei fixiertem Material die kurzen, spiralförmigen Fäden wieder, die bereits im Zusammenhang mit dem Wachstum der Oocyte erwähnt wurden. Dieselben traten während der Dotterkornbildung unmittelbar ausserhalb des Kerns auf und verbreiteten sich dann zwischen den Dotterkörnern während deren Verschiebung nach der Peripherie (Textfig. 16). In dem reifen Ei sind diese kurzen, spiralförmigen Fäden, welche wahrscheinlich Differenzierungen des Cytoplasmas von anderer Art als der Dotter sind, ziemlich gleichmässig zwischen den Dotterkörnern verteilt. Auf Taf. 9, Fig. 1, die eine Photographie einer fertigen Oocyte darstellt, sieht man schon diese Spiralen (*gf*) sowohl zentral als in der Peripherie. Vgl. S. 197.

Bei vielen Coelenterateneiern hat man eine periphere, dichtere Plasmaschicht, »Ektoplasma«, und eine innere, reicher mit Deutoplasma versehene unterscheiden können. Diese innere, sehr dotterreiche Partie ist von mehreren Autoren »Endoplasma« genannt worden (Appellöf, 1910; Hargitt, 1910; Wietrzykowski, 1914 u. a.). Bei *Pachycerianthus* habe ich keine bindenden Belege dafür gefunden, dass hier eine gleichartige Teilung des Grundcytoplasmas in Ekto- und Endoplasma vorliegt. Bei *Pachycerianthus* kann man weder an Zenker-fixiertem noch an lebendem Material bei der fertigen Oocyte oder dem reifen Ei diese Teilung in Ekto- und Endoplasma beobachten. Das fixierte Material kann nach

Schnittfärbung in den peripheren Teilen kräftiger gefärbt sein als in den zentralen. Vgl. Taf. 9, Fig. 1. Dies hängt jedoch mit einer verschiedenartigen Fixierung in den peripheren und den zentralen Teilen zusammen. Ein Unterschied in der Fähigkeit, Farben aufzunehmen, war nämlich bei dem lebenden Material nicht zu bemerken.

Bei *Cerianthus lloydii* konnte mit recht grosser Sicherheit behauptet werden, dass die Oocyte für ihre Entwicklung ungefähr acht Monate braucht. Die Anlegung der Oocyten erfolgt ja dort ebenso wie die Reifung während einer jährlichen, gut abgegrenzten Zeitperiode. Siehe *Cerianthus lloydii*, S. 100. Bei *Pachycerianthus* ist es schwierig, die Zeit anzugeben, welche die Oogenese beansprucht, weil die Anlegung von Keimzellen in verschiedenen Monaten des Jahres stattfindet. *Pachycerianthus* hat während des Jahres auch verschiedene Eireifungsperioden. Von *Pachycerianthus*-Material aus dem Gullmarfjord erhielt ich Eier, welche die Reduktionsteilung durchgemacht hatten, im Mai, im Juni, sowie im Herbst während kurzer Zeiträume im Oktober und November. Die Eiablösung scheint also ebenso wie die Anlegung der Oocyten während mehrerer kurzer Perioden eines Jahres erfolgen zu können. Vgl. Allg. Teil, S. 194.

2. Spermiogenese und Sperma.

Während man reife Eier gewöhnlich zu einigen verschiedenen Zeitpunkten des Jahres erhält (siehe oben), ist es möglich, aktive Spermien in allen Monaten des Jahres zu bekommen. Die Anlegung von Hodenfollikeln erfolgt gleichfalls während des ganzen Jahres. Über die Anlegung siehe im übrigen *Cerianthus*, S. 108. Der Spermiumtypus stimmt ebenso wie die Spermiogenese im grossen und ganzen mit dem bekannten Verhältnissen bei *Cerianthus* (S. 110) überein. Die Spermien sind bei *Pachycerianthus* bedeutend grösser als bei *Cerianthus*.

3. Befruchtung.

Wie bei *Cerianthus lloydii* finden sich in einer Fortpflanzungsperiode fertige Spermien und Oocyten in ein und demselben Mesenterium. Trotzdem scheint eine rhythmische Abgabe der Geschlechtsprodukte wie bei *Cerianthus lloydii* (siehe S. 112) das Normale zu sein. Zuerst wird Sperma von einem Tier abgegeben, danach Eier von einem anderen. Vgl. auch *Sagartia*, S. 172.

Befruchtung in Aquarien konnte nur erreicht werden, wenn mehrere Individuen zusammen gehalten wurden. Von isolierten geschlechtsreifen Tieren erhielt ich leider keine entwicklungsfähigen Eier. Es ist auch bei *Pachycerianthus* wie bei vielen andern marinen Evertebraten mit Aus-

nahme von Echinodermen und Anneliden ziemlich unmöglich, erfolgreich eine künstliche Befruchtung vorzunehmen.

Die Befruchtung erfolgt hauptsächlich ausserhalb des Gastrocoels. In den Fällen, wo Befruchtung bei *Pachycerianthus* beobachtet werden konnte, fand sie in der ersten Stunde statt, nachdem die Geschlechtsprodukte ins Wasser gelangt waren. Die Spermien sind erst beweglich, wenn sie mit dem Meereswasser in Berührung gekommen sind. Auch wenn sich Wasser im Gastrocoel befindet, besitzen die Spermien im allgemeinen keine volle Aktivität, wenn sie dicht zusammengepackt das Gastrocoel verlassen. Hierdurch werden die eventuellen Möglichkeiten einer Selbstbefruchtung im Gastrocoel vermindert.

Die Möglichkeiten zu Selbstbefruchtung ausserhalb des Gastrocoels der Tiere sind wohl an den natürlichen Laichstellen als gering anzusehen. Hier ist wahrscheinlich Fremdbefruchtung das Normale, da die Eiablösung offenbar von vorhergegangener Spermaabgabe abhängig ist.

Bei der Befruchtung ist das Ei nackt, d. h. nur mit einer dünnen Eimembran versehen. Eine Eihülle, die man bei vielen Aktinien findet, existiert hier nicht. Die Spermien können das Ei überall auf der Eioberfläche angreifen. Wo die Befruchtung beobachtet werden konnte, ist indes das Spermium in naher Nachbarschaft des reduzierten Eikerns in das Ei eingedrungen. Bei der Befruchtung war nämlich in den beobachteten Fällen die Reduktionsteilung abgeschlossen, und die Richtungskörper hatten das Ei bereits verlassen (Taf. 9, Fig. 2).

In nahrungsreichen Eiern ist es recht gewöhnlich, dass die Verschmelzung des Ei- und Spermakerns in der Peripherie des Eies erfolgt (vgl. *Urticina* und andere Aktinien sowie Arthropoden). Bei *Pachycerianthus* scheint der reduzierte Eikern ein Stück nach dem Zentrum zu wandern, bevor die Kernverschmelzung stattfindet. Der eindringende Spermakern bekommt rasch runde Form und schwillt ziemlich stark an (Taf. 9, Fig. 2, ♂ *k*). Auf Taf. 9, Fig. 2 liegt ein Eikern, ♀ *k*, noch relativ peripher. Einen rundlichen Spermakern, ♂ *k*, sieht man näher der Eimembran rechts auf dem Bilde.

Die befruchteten Eier entwickeln sich völlig normal, ohne dass die Hebung einer deutlichen Befruchtungsmembran wahrnehmbar ist.

Beim Studium von Taf. 9 fällt ein gewisser Unterschied in der Struktur des Eies in Fig. 1 und Fig. 2, 3 und 4 auf. Fig. 1 zeigt einen Schnitt durch eine fertige Oocyte im Mesenterium, Fig. 2—4 dagegen Schnitte durch Eier bei und nach der Befruchtung. Die kurzen, spiralförmig gewundenen, stark färbbaren Fäden, welche oben erwähnt wurden, treten sehr deutlich bei der fertigen Oocyte hervor, lösen sich aber später auf und finden sich gewöhnlich nicht mehr bei Eiern, welche befruchtet worden sind und wo die Furchungen begonnen haben.

4. Furchung.

Bei mehreren Coelenteraten mit dotterreichen Eiern, z. B. *Edwardsia* und *Renilla*, kommt selten nur eine Furchungsart bei dem befruchteten Ei vor. *Pachycerianthus multiplicatus* zeigt indes eine ungemein grosse Festigkeit des Furchungstypus. In dem Ei, welches ja ungewöhnlich reich an Deutoplasma ist, wird dieses trotzdem total gefurcht.

Nach der Verschmelzung des reduzierten Eikerns und des Spermakerns findet man den Zygotenkern bald im Zentrum. Schon vor der Befruchtung beim Vordringen des Spermakerns und des weiblichen Pronucleus nach den zentraleren Teilen des Eies binden die Kerne bei ihrem Durchgang zwischen den Dotterkörnern einen Teil des Cytoplasmas an sich (Taf. 9, Fig. 2). Nach der Kernverschmelzung scheint die Cytoplasmaanhäufung um den Zygotenkern zuzunehmen. Um diesen tritt nun ein verhältnismässig dichtes Cytoplasma auf. In diesem zentralen Cytoplasmabereich, *cp*, fehlt jede Spur von Dotterkörnern. Ausserhalb liegen die Dotterkörner ungemein dicht. Cytoplasmastränge strahlen radiär vom Zentrum in das aus dicht zusammengepackten Dotterkörnern bestehende Deutoplasma aus (Taf. 9, Fig. 3, *pr*). Auch in der Peripherie liegen natürlich die Dotterkörner in einem Grundcytoplasma, wenngleich dieses mit wachsendem Abstand vom Zentrum weniger hervortritt.

Verstreut in dem deutoplasmareichen Gebiet des Eies ausserhalb der zentralen Cytoplasmaanhäufung treten hier und da stark färbbare, runde oder unregelmässig geformte Partien auf. Auf den ersten Blick ist man geneigt, diese »Flecke« als Deutoplasma von anderer Struktur als die Hauptmasse des Deutoplasmamaterials aufzufassen. Bei näherer Untersuchung findet man indes, dass diese Partien nur aus Cytoplasmamaterial bestehen oder Cytoplasmaansammlungen um ein oder mehrere Dotterkörner sind. Diese Cytoplasmainseln sieht man auf Taf. 8, Fig. 3—10, *pi*. Sie erscheinen, wie ersichtlich, auch nach der ersten Durchfurchung und verteilen sich ziemlich gleichmässig auf die Blastomeren.

Zwischen der Reduktionsteilung und der ersten Teilung des Zygotenkerns ist also eine bedeutende Umschichtung des Cytoplasmamaterials im Ei erfolgt. Vgl. Taf. 9, Fig. 1 und 2 sowie Taf. 8, Fig. 3. Man fragt sich, in welchem Verhältnis die kurzen Fäden, die für Plasmadifferenzierungen von anderm Charakter als die Dotterkörner gehalten wurden und die in der fertigen Oocyte so stark hervortraten, aber dann verschwanden, zu diesen Veränderungen der Cytoplasmaverteilung stehen. Ich konnte diese spiralförmigen Fäden nicht mit wünschenswerter Deutlichkeit verfolgen, weil sie zur Zeit der Eibefruchtung plötzlich die Tendenz zeigen, sich aufzulösen. Deshalb wage ich nicht zu behaupten,

dass die früheren Spiralfäden nach der Cytoplasmaumschichtung im Zusammenhang mit der Befruchtung durch die oben beschriebenen Cytoplasmainseln ersetzt werden. So viel ist jedenfalls sicher, dass nach der Anhäufung von Cytoplasma im Zentrum die kurzen Spiralen nicht mehr auftreten, weder im Ei noch nach begonnener Furchung in den Blastomeren.

Vor Eintritt der Furchungen findet man gelegentlich im Aussenrande des zentralen Plasmas fadenförmige Elemente. Es ist möglich, dass ein Teil der Spiralfäden, welche früher zwischen den Dotterkörnern lagen, an der Bildung der zentralen Cytoplasmaansammlung teilnimmt. Zu einer klaren Beantwortung dieser Frage ist indes eine weitere grosse Anzahl Eier erforderlich, die kürzlich befruchtet worden sind, aber die Furchungen noch nicht begonnen haben.

Während der ersten Teilung des Zygotenkerns teilt sich das zentrale Cytoplasma in zwei Hälften (Taf. 8, Fig. 3). Diese Teilung des zentralen Plasmas ist beendigt, bevor die beiden ersten Dotterkerne definitiv ausgebildet sind. Auf Taf. 9, Fig. 3, *k* sieht man einen rundlichen Teilkern mit deutlicher Kernmembran in der einen Hälfte der zentralen Cytoplasmamasse. Wenn die Tochterkerne in ihren Plasmahälften eingeschlossen sind, beginnt die erste Teilungsfurche von der Eiperipherie aus angelegt zu werden. Vgl. Textfig. 17 *A*—*B*.

Die Bildung der ersten Teilungsfurche erfolgt sehr langsam. Es lässt sich leider schwer entscheiden, wo der animale und der vegetative Pol des Eies liegen. Nach der Befruchtung kann man nämlich im allgemeinen weder durch Vitalfärbungen noch durch Schnittuntersuchungen oder beides zusammen deutlich wahrnehmbare Unterschiede zwischen den Polen des Eies konstatieren. Die Richtungskörper sind auch nicht mehr vorhanden, wenn die Furchung beginnt. Deshalb ist es nicht immer möglich, sich mit absoluter Sicherheit über das Verhältnis der ersten Teilungsfurche zur Eiachse zu äussern.

In einigen Fällen war indes die Eimembran auch nach der Abtrennung von Richtungskörpern an der Stelle grubenförmig eingesenkt, wo die Richtungskörper befestigt gewesen waren. Bei einigen solchen Eiern traten die beiden ersten Teilungsfurchen in diesem Gebiet auf. Dieses allerdings recht unvollständige Indiz spricht dafür, dass bei *Pachycerianthus* die beiden ersten Teilungsfurchen meridional sind. Die dritte Furche schneidet die beiden ersten in rechtem Winkel und muss also äquatorial sein.

Die erste Teilungsfurche, die von der Eioberfläche (zentripetal) einschneidet, wird nicht rings um die ganz Eiperipherie gleichzeitig angelegt. Auf der entgegengesetzten Seite des Eies erzeugt die eindringende Furche eine Ausbuchtung, die schon auf Taf. 8, Fig. 5 sichtbar ist. Bei der

Vertiefung der Furche entsteht später aus dieser Ausbuchtung ein deutlicher Zapfen, der unter anderm auf Taf. 8, Fig. 6, *za*, hervortritt. Dieser Zapfen besteht wie die peripheren Teile des Eies im übrigen überwiegend aus Deutoplasma. Bei Vitalfärbungen färbt sich der Zapfen

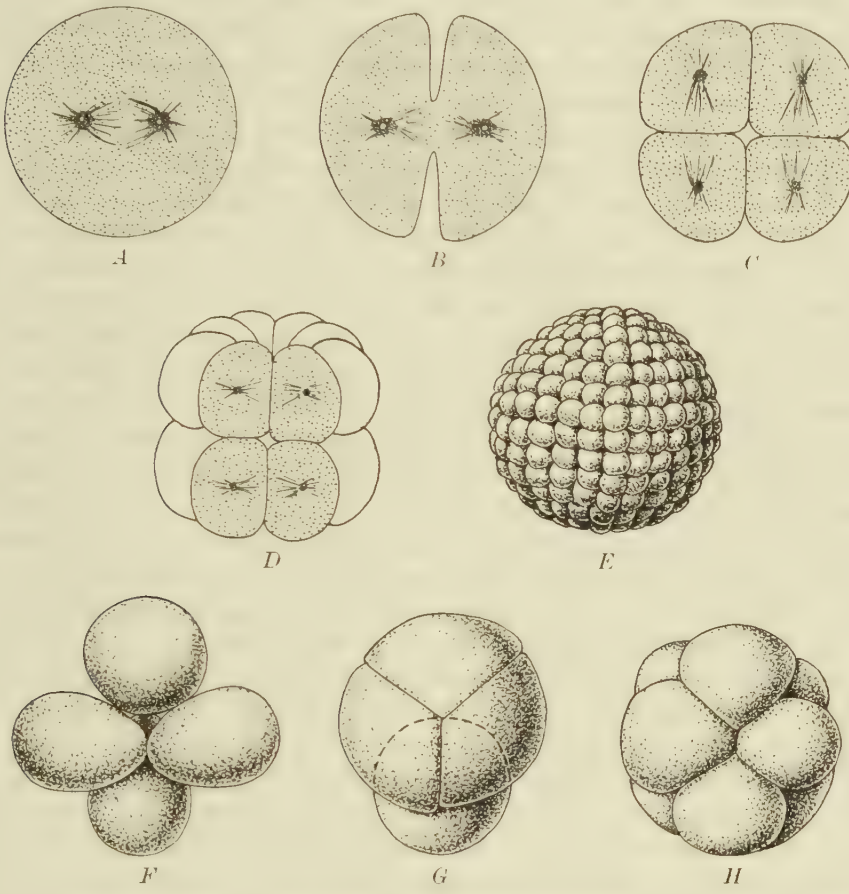


Fig. 17. *Pachycerianthus multiplicatus*. Furchungen des Eies. *A*, *B* und *C* Schnitte während der ersten Furchungen. *D* 16-zelliges Stadium mit eingelegter Schnittfläche. *E* Blastula-Stadium. *F—G* Bildung einer Zellentetrade. *H* 8-zelliges Stadium in sog. Pseudospiralfurchung. Vergr. ca. 40 ×.

ebenso wie das Ei im übrigen. Die Vermutung, dass es sich hier um ein dem Polplasma bei gewissen Spiralia vergleichbares Gebilde handelt (vgl. z. B. *Dentalium*, E. B. Wilson, 1925, S. 1016 ff.; Schleip, 1929, S. 91), ist also übereilt.

Mit der fortschreitenden Vertiefung der Teilungsfurche verteilt sich das Material des Zapfens auf die beiden entstehenden Blastomeren und verschwindet. Erst nach 15—20 Minuten hat die erste Teilungsfurche

das Ei in zwei gleichgrosse Blastomeren geteilt. Die erste Furche ist wie die nächstfolgenden anfangs fast halbkreisförmig und nimmt erst später Ringform an. Die beiden in Bildung begriffenen Blastomeren werden hier also durch die schliessliche Ringfurche ganz zentral zusammengehalten. Vgl. Taf. 8, Fig. 7—9; Textfig. 17 *B*. METSCHNIKOFFS Einteilung der Teilungsfurchen in »ringförmige und schneidende Furchen« lässt sich sicherlich nicht immer aufrechterhalten, weil eine ganze Anzahl Zwischenformen vorkommen (METSCHNIKOFF, 1886, S. 35 ff.). Ein Vergleich gerade mit METSCHNIKOFFS ausführlichen Untersuchungen über die Embryologie von Medusen ergibt, dass die Anlegung der ersten Furche bei *Pachycerianthus* an die Verhältnisse bei hypogenetischen Medusen erinnert. Sicherlich finden sich Parallelen auch bei anderen Coelenteraten, aber bei vielen untersuchten deutoplasmareichen Coelenterateneiern wird überhaupt keine erste Furche angelegt. Vgl. Allg. Teil, S. 200.

In den beiden Blastomeren ist die Verteilung zwischen Deutoplasma und Cytoplasma ungefähr die, welche wir in dem Ei mit dem zentral liegenden Zygotenkern fanden (Taf. 8, Fig. 3 und 7). In den beiden Blastomeren treten bald deutliche Prophase-Kerne im zentralen Cytoplasma hervor. Taf. 9, Fig. 4 und 5 zeigen Prophase-Kerne, *pk*, in Furchungsblastomeren. Auf diesen Bildern sieht man im zentralen Cytoplasma auch Centrosomen, *cs*.[1] Die neue Furchungsspindel kommt im rechten Winkel zur Blastomerenwand zu liegen (Taf. 9, Fig. 4, *br*). Die beiden ersten Blastomeren berühren einander in einem begrenzten Gebiet und können sich bei Verletzungen leicht voneinander trennen.

Vitalfärbungen bei befruchteten und in Furchung begriffenen Eiern gelingen insoweit, als das zentrale Cytoplasmamaterial, z. B. bei Methylenblaufärbungen, stärker gefärbt wird als das Ei im übrigen. Wenn die erste Furche das Ei geteilt hat, kann man teilweise die Umlagerungen im zentralen Plasma um die Kerne an vitalgefärbtem Material verfolgen. In den Blastomeren ordnet sich bald das Zentralplasma in der Längsrichtung an und die Plasmastrahlung rechtwinklig zur Lage des Zentralplasmas und der Plasmastrahlung im Ei bei Bildung der ersten Furche.

Teilungsfurche Nr. 2 tritt zuerst auf, wenn die erste Furche das Ei ganz durchschnitten hat. Vgl. *Sagartia*, S. 180, u. a. Die zweite Furche wird rechtwinklig zur ersten ebenso wie diese angelegt. Die zweite Furche bildet sich schon etwas rascher als die erste. Es dauert jedoch ungefähr zehn Minuten vom ersten Auftreten der Furche bis zur Teilung des Eies in vier Blastomeren. Das 4-zellige Stadium ist etwa eine Stunde, nachdem die erste Teilungsfurche das Ei in zwei Blastomeren geteilt hat, fertig ausgebildet. Wie Taf. 11, Fig. 1 zeigt, sind die Blastomeren auch im 4-zelligen Stadium nahezu gleichgross. Durch die

[1] Terminologie vgl. WILSON, 1925, S. 675.

dritte Furche, welche die beiden ersten in rechtem Winkel schneidet, wird das 8-zellige Stadium erreicht. Die Furche wird ebenso angelegt wie die beiden früheren Teilungsfurchen (Taf. 8, Fig. 10). Im allgemeinen sind auch im 8-zelligen Stadium die Blastomeren gleichgross. Die fortgesetzten Furchungen erfolgen ziemlich regelmässig. Noch bei dem 32- und 64-zelligen Stadium sind alle Blastomeren gleichgross und können auch radiär angeordnet sein.

Diese frühen Furchungen entsprechen offenbar denen, die als sog. Radiärtypus oder *Synapta*-Typus bekannt sind (*Synapta*, Korschelt-Heider, 1936, S. 66; Wilson, 1925, S. 10 und 986). Über Abweichungen siehe unten. Dieser radiäre Furchungstypus, den *Pachycerianthus* wenigstens anfangs aufweist, ist von mehreren Arten so gut bekannt, dass er hier nicht weiter behandelt zu werden braucht. Vgl. Textfig. 17 *A*—*E*. Wir gehen vielmehr zu Furchungen über, die sich von dem sog. Radiärtypus unterscheiden.

Ein Abgehen vom strengen Radiärtypus der Furchung ist bei *Pachycerianthus* so gewöhnlich, dass man überhaupt Bedenken tragen muss, hier von einer Abweichung zu sprechen. Richtiger wäre es, von einem falschen Spiralfurchungstypus zu reden. In gewöhnlicher Weise bilden sich die 2-, 4- und 8-zelligen Stadien. Sobald 8 Zellen entstanden sind, verändert sich die Lage der Blastomeren zueinander. Das 8-zellige Stadium besteht aus zwei Blastomerenkränzen mit gleichgrossen Blastomeren. Bevor die nächste Teilung beginnt, verschieben sich die beiden Kränze im Verhältnis zueinander. Die Verschiebungen betragen höchstens 45° und haben zur Folge, dass ein Blastomer des einen Kranzes in den Zwischenraum zwischen zwei Blastomeren des anderen zu liegen kommt. Vgl. Textfig. 17 *H*. Hierdurch werden die Blastomeren, die bei *Pachycerianthus* verhältnismässig gross sind, fester aneinander geknüpft. Diese 8-zelligen Stadien vertragen beispielsweise eine recht unsanfte Behandlung (Schütteln), ohne dass sich die Blastomeren ablösen oder zerfallen. Die 8-zelligen Stadien, bei denen diese Drehung nicht stattfindet, sind bedeutend empfindlicher gegen Erschütterungen. Hier liegt wirklich eine Drehung vor. Furchungsspindeln, richtiger das Plasma um die Spindeln, wurden an lebendem Material beobachtet. Es kann sich hier nicht um eine Spiralstellung der Furchungsspindeln handeln.

Man hat es also mit einer falschen Spiralfurchung, einer sog. Pseudospiralfurchung zu tun. Die Verschiebung der Kränze im Verhältnis zueinander bleibt bei den fortgesetzten Furchungen bestehen. Aus diesen Stadien entwickeln sich völlig normale Larven. Über die Pseudospiralfurchung siehe weiter Allg. Teil, S. 203.

Mit recht ungleichmässiger Häufigkeit kommt es bei sich furchenden *Pachycerianthus*-Eiern vor, dass sich die Blastomeren bei 4-zelligen Stadien

verschieben, so dass sie eine Tetrade bilden. In den beobachteten Fällen betraf die Blastomerenverschiebung in der Hauptsache ein Blastomer (Textfig. 17 *F* und *G*). Die Blastomeren der Tetraden können nahezu gleichgross sein. Die durch fortgesetzte Furchungen aus den Tetraden entstandenen Blastulae gastrulieren in normaler Weise. Dieser Tetradentypus ist wohl bei *Pachycerianthus* als eine Abweichung von den normalen Furchungsverhältnissen zu bezeichnen.

Was hat man nun als normale Furchungsverhältnisse bei *Pachycerianthus multiplicatus* anzusehen? Wie wir oben sahen, schliessen sich die Eier recht gut dem radiären Furchungstypus an. Da die Blastomeren ausserordentlich gross sind, treten in frühen Stadien, aber auch später im Verlauf der Furchung bei einem grossen Prozentsatz der Eier Verschiebungen zwischen den Blastomerenkränzen ein, wodurch die Blastomeren fester aneinander geknüpft werden. Diese Pseudospiralfurchung kann kaum als eine anomale Erscheinung betrachtet werden, da sie sogar sicherer als der während der ganzen Furchung streng radiäre Typus normale Larven liefert.

Die Furchungen des *Pachycerianthus*-Eies nach dem radiären Typus zeigen also nichts Bemerkenswertes. Der Typus ist wohlbekannt und auch recht häufig vertreten. Ebenso ist die pseudospiralenförmige Anordnung der Blastomeren kein Unikum für *Pachycerianthus*. Pseudospiralfurchung ist bei Coelenteraten schon früher beobachtet worden, z. B. bei Medusen (Metschnikoff, 1886). Vgl. Allg. Teil, S. 203. Das Bemerkenswerte der Furchungen bei *Pachycerianthus* liegt eher darin, dass die Furchungen trotz des enormen Deutoplasmareichtums des *Pachycerianthus*-Eies total und äqual sind.

5. Blastula.

Die totalen und äqualen Furchungen resultieren nach ungefähr 15 Stunden in einem Blastulagebilde, das aus 256 ziemlich gleichgrossen Zellen besteht. Die Zellteilungen schreiten indes fort, und die Blastula wird immer zellenreicher. Noch 36 Stunden nach der Befruchtung befindet sich der Embryo im Blastula-Stadium, welches noch immer kugelrund und unbedeutend grösser ist als das ungefurchte Ei. Siehe Textfig. 17 *E*. Eine Faltung der Blastula, eine sog. Praeblastula, die sich bei einem Teil der Aktinien findet, kommt bei *Pachycerianthus* nicht vor. Die Blastula ist nun eine deutliche Coeloblastula. Ein grosser Teil der Blastulahöhle ist indes von Dotterkörnern erfüllt, die von den Zellen der Blastulawand stammen. Die Coeloblastula von *Pachycerianthus* ist äusserst zellenreich. Auf einem einzigen Querschnitt kann man nun bedeutend mehr als hundert Zellkerne antreffen (Taf. 10, Fig. 1).

Bei zunehmender Zellendichte der Blastulawand gehen unter Abgabe von Deutoplasma an das Blastocoel die Zellwände in den gegen das Blastulazentrum gerichteten Teilen teilweise verloren. Bei der fertigen Coeloblastula sind die Zellgrenzen überhaupt an geschnittenem Material bedeutend schwerer zu erkennen als bei früheren Stadien. Dies hängt offenbar mit der Abgabe von Material an das Blastocoel zusammen. Die Kerne liegen in den äusseren Teilen der Zellen und nehmen im wesentlichen in sämtlichen Zellen der Blastula dieselbe Lage ein. Dicht unter dem äusseren Rand der Blastula treten auf Taf. 10, Fig. 1 Kerne auf Schnitten hervor, die stark von Eisenhämatoxylin gefärbt sind.

A *B*

Fig. 18. *Pachycerianthus multiplicatus.* *A* Blastula mit reichlichem Dotter. Invaginationsgebiet mit hohen Zylinderzellen. *B* Exogastrula, *um* Urmund. Vergr. ca. 60 ×.

Die Blastulawand ist aus Zellen von gleicher Grösse aufgebaut. Je mehr die Teilungen fortschreiten und Deutoplasmamaterial abgegeben wird, erweitert sich das Blastocoel, und die Zellen der Blastulawand gehen von mehr oder minder rundlicher Form zu Zylinderform über. Die zylinderförmigen Zellen der fertigen Blastula haben hier keine Flimmerhärchen. Vielfach besitzt sonst bei den Coelenteraten schon die Blastula ein Flimmerkleid, mit dem sie umherschwimmt. Vgl. z. B. Medusen. Die *Pachycerianthus*-Blastula schwimmt dagegen auf dem fettreichen Deutoplasma. Dieses scheint ziemlich regellos im Blastocoel verstreut zu sein. Eine Tendenz zu Auflagerung von Deutoplasma speziell an dem einen der Blastulapole ist nicht zu bemerken. In dieser Beziehung unterscheiden sich die beiden Pole morphologisch nicht voneinander. Auf Vitalfarbstoffe reagieren die Zellen der Blastulawand gleichartig.

Beim Studium lebenden Materials und auch auf Schnitten findet man indes allmählich, dass die Zellteilung in einer begrenzten Partie der

Blastulaperipherie rascher vonstatten geht als anderswo. Hier kommen die Zellkerne ausserordentlich dicht zu liegen, und die Zellen nehmen schmale Zylinderform an. Dieses Gebiet der Blastulawand mit den hohen Zylinderzellen wird mit dem zunehmenden Gedränge der Zellen abgeplattet (Textfig. 18 *A*). Bei zunehmender Abplattung der Blastulawand kann kein Zweifel mehr bestehen, dass hier die Entodermbildung beginnt. Da man weder in diesem Gebiet noch in der Blastulawand im übrigen eine Auswanderung von Zellen beobachten kann, ist es klar, dass die Entodermbildung durch Invagination erfolgen wird.

6. Entodermbildung.

Die Invagination vollzieht sich bei *Pachycerianthus* sehr langsam. Sie ist bedeutend zeitraubender als beispielsweise bei *Cerianthus*. Die Invaginationsöffnung, die aus dem abgeplatteten Gebiet der Blastula hervorgeht, ist anfangs rund und ausserordentlich weit (Taf. 11, Fig. 2). Sie vertieft sich allmählich in der Peripherie und wird später rinnenförmig, was aus Taf. 11, Fig. 2, Embryo links, ersichtlich ist. Auf dem Boden der rinnenförmigen Invaginationsfurche ist die mittlere Partie erhöht. Ein Querschnitt hat typisches Aussehen wie auf Taf. 10, Fig. 2.

Diese Erhöhung beruht natürlich auf dem darunter liegenden Deutoplasma. Untersucht man nun lebendes Material, so findet man den Blastocoelrest mit Dotter gefüllt. Vgl. auch Taf. 10, Fig. 3 und Textfig. 19 *A*.

Die Entodermbildung erfolgt zuerst peripher. Während der Invagination verlieren die sich einstülpenden Zellen weiterhin einen Teil ihres Deutoplasmas. Dieses wird lange an das noch vorhandene Blastocoel abgegeben. Wenn sich die Invaginationsränder einander nähern und die Furche immer enger wird, beginnen Dotterkörner auf der Aussenseite der eingestülpten Partien aufzutreten. Die Schliessung des Urmunds geht weiter. Gleichzeitig verkürzt er sich, wodurch der Furchencharakter verschwindet. Aus der Invaginationsöffnung erhebt sich eine zentrale Partie — Reste des erhöhten Bodens der Furche. Vgl. *Urticina*, Appellöf, 1900.

In dieser zentralen Partie haben die Zellen lange dasselbe Aussehen wie in der Blastulawand, bevor die Invagination begonnen hat. Während der fortgesetzten Invagination wandert Deutoplasma zwischen diesen Zellen und möglicherweise auch durch sie hindurch in das werdende Gastrocoel hinein (Textfig. 19). Wenn die zentrale, hügelförmige Partie endlich Kontakt mit dem Ektoderm erreicht hat und damit die Entodermbildung auch zentral eine Tatsache ist, sind die Zellen zentral von gleichem Aussehen wie die peripher invaginierten Zellen. Sie sind also dünn,

platt und nahezu frei von Deutoplasma (Taf. 9, Fig. 6).

Durch den grossen Deutoplasmareichtum wird der Invaginationsverlauf verzögert. Vom Auftreten der ersten Invaginationszeichen bis zum Abschluss der Gastrulation vergehen gewöhnlich $1^1/_2$ Tage. Die Entwicklungsgeschwindigkeit ist also hier so gering, dass es von diesem Gesichtspunkt aus keine Schwierigkeiten machen kann, die Gastrulation zu studieren. Die Invagination ist ausserdem zum grossen Teil von aussen wahrnehmbar, wie aus Taf. 11, Fig. 2 hervorgeht. Trotzdem haben sich bei den Bemühungen, die vollständige Entwicklungsserie von *Pachycerianthus* zu bekommen, die grössten Schwierigkeiten nach der Eiabgabe gerade bei der Gastrulation ergeben. Ein paar Jahre lang war es unmöglich, während der Fortpflanzungszeiten eine normale Gastrulation zu erhalten. Es erwies sich später, dass die Invaginationsstadien unter anderm äusserst empfindlich auch gegen kleine Temperaturveränderungen sind. Normale Entwicklung erfolgte am sichersten (Okt.—Nov.) bei 8—11° und einem Salzgehalt von 32—32,5 ‰.

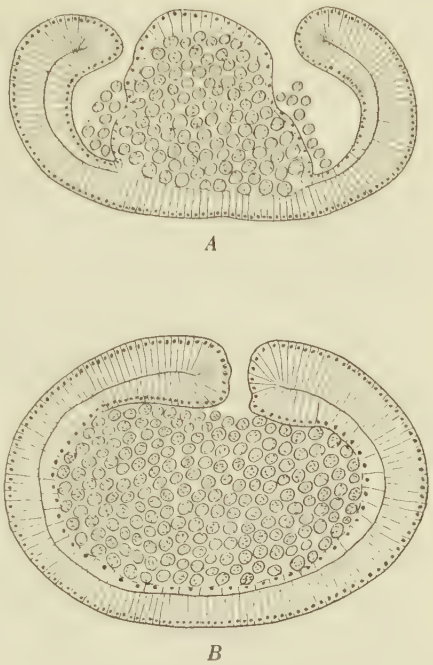


Fig. 19. *Pachycerianthus multiplicatus*. Entodermbildung durch Invagination. *A* Verlagerung von Dotter aus dem Blastocoel ins Gastrocoel. *B* Gastrulation abgeschlossen. Vergr. ca. 70 ×.

Während frühe Furchungsstadien und Gastrulae Temperaturschwankungen von 4—5° vertrugen, war eine Variation von 2—3° während der Invagination hinreichend, um letale Störungen hervorzurufen.

Sowohl bei erhöhter als bei erniedrigter Temperatur ist die gewöhnlichste Störung die Exogastrulation. Die Entodermbildung beginnt in normaler Weise peripher, aber wenn sie auf die zentralen Partien übergreifen soll, wird das bereits invaginierte Material ausgestülpt. Das Resultat ist ein stundenglasförmiges Gebilde, dessen unterer Teil bis zur äussersten Grenze mit Deutoplasmamaterial angefüllt ist (Taf. 10, Fig. 3; Textfig. 18 *B*). Diese Exogastrulae schweben im Wasser auf dem reichen Dotter mit dem Evaginationsgebiet nach oben. Die Exogastrulae bekommen indes niemals Cilien und können nicht zur Weiterentwicklung gebracht werden. Nach 1—2 Wochen zerfallen sie gewöhnlich.

7. Freischwimmende Larve.

Während der Entodermbildung beginnen die ersten Flimmerhaare des Embryos aufzutreten. Wie aus Taf. 10, Fig. 2 und Textfig. 19 hervorgeht, sind die Formveränderungen im Äusseren des Embryos während der Gastrulation bedeutend. Wenn das Entoderm gebildet ist, nimmt der Embryo wieder die runde Form an. Die Invaginationsränder nähern sich einander. Hierauf schliesst sich die Invaginationsfurche und verkürzt sich immer mehr, und die fertige Gastrula, welche kugelrund ist, hat einen nach aussen offenen, gewöhnlich nahezu runden Blastoporus. Das Ektoderm der Gastrula ist bedeutend dicker als das platte Entoderm. Die Ektodermzellen sind zahlreich und hoch, während die Entodermzellen weniger zahlreich und niedriger sind. Die Keimblätter der Gastrula sind beide sehr zellreich, bedeutend zellreicher als bei vielen bekannten Coelenteratengastrulae.

Bei der normalen Gastrula tritt im engen Anschluss an die Entodermbildung eine Lamelle zwischen Ekto- und Entoderm auf (Taf. 10, Fig. 2 und 4). Diese Stützlamelle ist allem Anschein nach ein Absonderungsprodukt sowohl des Ekto- als des Entoderms. Zellen enthält die Lamelle jetzt nicht. Aus Studien an lebenden Exogastrulae scheint hervorzugehen, dass die endgültige Ausbildung der Lamelle eng mit dem Druck des Entoderms gegen das Ektoderm zusammenhängt. Über die Stützlamelle siehe Allg. Teil, S. 206.

Die Ektodermzellen der fertigen Gastrula tragen gleichhohe Flimmerhaare. Später findet man Flimmerhaare auch an den Entodermzellen. Die Gastrula beginnt zu rotieren, anfangs mit dem Blastoporus nach oben, später anscheinend regellos. Wie früher erwähnt, halten sich die Eier und sämtliche Stadien bis zur Gastrula auf dem Deutoplasma über den Aquarienböden schwimmend. In ungefähr derselben Höhe schwimmen die Gastrulae in den Aquarien umher. Eine Abschnürung stark vakuolisierter Entodermzellen in das Gastrocoel findet nicht statt. Vgl. *Cerianthus lloydii*, S. 119.

Das Gastrocoel, welches bei der fertigen Gastrula relativ geräumig ist, ist indes zum grösseren Teil mit Dottermaterial gefüllt. Dieses ist während der Invagination aus dem schrumpfenden Blastocoel in das Gastrocoel gepresst worden. Auf Taf. 10, Fig. 2 und 3 fehlt das Dottermaterial grossenteils. Dieses Material ist auf diesen dünnen, mit Alkohol behandelten Schnitten verlorengegangen. Lebendes Material zeigt indes, dass das Gastrocoel bis zum Blastoporus hinauf mit Dottermaterial gefüllt sein kann. Vgl. Textfig. 19 *B*. Der Blastoporus ist noch offen. Er ist jedoch ausserordentlich eng, und eine Abgabe von Dotterkörnern aus dem Gastrocoel kommt nicht vor. Nahrungsaufnahme durch den

engen Urmund findet ebenfalls nicht statt. Vgl. Allg. Teil, Nahrungsaufnahme, S. 218.

Nach ca. 10 Stunden beginnt die früher runde Gastrula eine langgestreckte Form anzunehmen (Textfig. 20 *b* und *c*). Die Bewegung der freischwimmenden Larve wird nun schwach spiralig um die Längsachse (vom Oralpol gesehen eine Rechtsspirale). Die Larve bewegt sich mit dem Aboralpol nach vorn wie viele andere Coelenteratenlarven. Diese Bewegungsrichtung ist bei der *Pachycerianthus*-Larve konstant. Die Flimmerhaare schlagen ständig nach derselben Seite — nach dem oralen Pol. Eine Umkehrung der Schlagrichtung bei Hindernissen oder starken Veränderungen der Wasserbeschaffenheit kommt nicht vor.

Die Form der Larve erinnert nun stark an die freischwimmenden Stadien gewisser Aktinienlarven (Taf. 11, Fig. 3). Der aborale Büschel, der sich bei gewissen Aktinienplanulae findet, fehlt hier dagegen. Wenn man den in mehreren Beziehungen irreführenden Planulabegriff beibehalten will, kann man diese langgestreckte und runde, freischwimmende *Pachycerianthus*-Larve sowohl hinsichtlich ihrer Form als ihrer Bewegungsart natürlich einer Planula gleichstellen. Hier ist indes nicht der Ort für eine Besprechung der Planula. Vgl. Korschelt-Heider, 1936, Teil 1.

Taf. 10, Fig. 4 und 5 zeigen die Veränderungen von der runden zur langgestreckten Form. Während dieser Formveränderungen von der runden Gastrula zur schwach konischen Larve sind gewisse innere Veränderungen eingetreten. Die Ränder um den engen Blastoporus haben sich eingebogen und sind in das Gastrocoel hinabgewachsen. Das Ergebnis ist ein Stomodaeumrohr. Taf. 10, Fig. 4, 5 und 7 veranschaulichen diese Stomodaeumbildung, die übrigens im grossen und ganzen mit den Verhältnissen übereinstimmt, die wir bei *Cerianthus lloydii* kennengelernt haben. Wo die Stomodaeumbildung abgeschlossen ist, ist die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm deutlich. Der Blastoporus, der nach der Gastrulation niemals ganz geschlossen war, verschiebt sich nach unten und wird zur Schlundpforte (Taf. 10, Fig. 7, *sdp*). Das fertig ausgebildete Stomodaeum macht bei der freischwimmenden Larve ungefähr ein Viertel der ganzen Larvenlänge aus. In diesem Stadium findet sich noch immer Dottermaterial im Gastrocoel (Taf. 10, Fig. 7, *dt*).

Das stomodaeale Ektoderm ist gewöhnlich in diesem Stadium fast frei von Nematocysten. Indes kann man eine und die andere angelegte Nematocyste im Stomodaeum von Larven mit abgeschlossener Stomodaeumbildung antreffen, und zwar im Ektoderm. Im Entoderm sind noch keine Nematocysten angelegt. Im Ektoderm der Körperwand, ungefähr in der Mitte zwischen dem Oral- und dem Aboralpol, ist dagegen die Anlegung von Nematocysten in Gang gekommen. Nach dem Aussehen

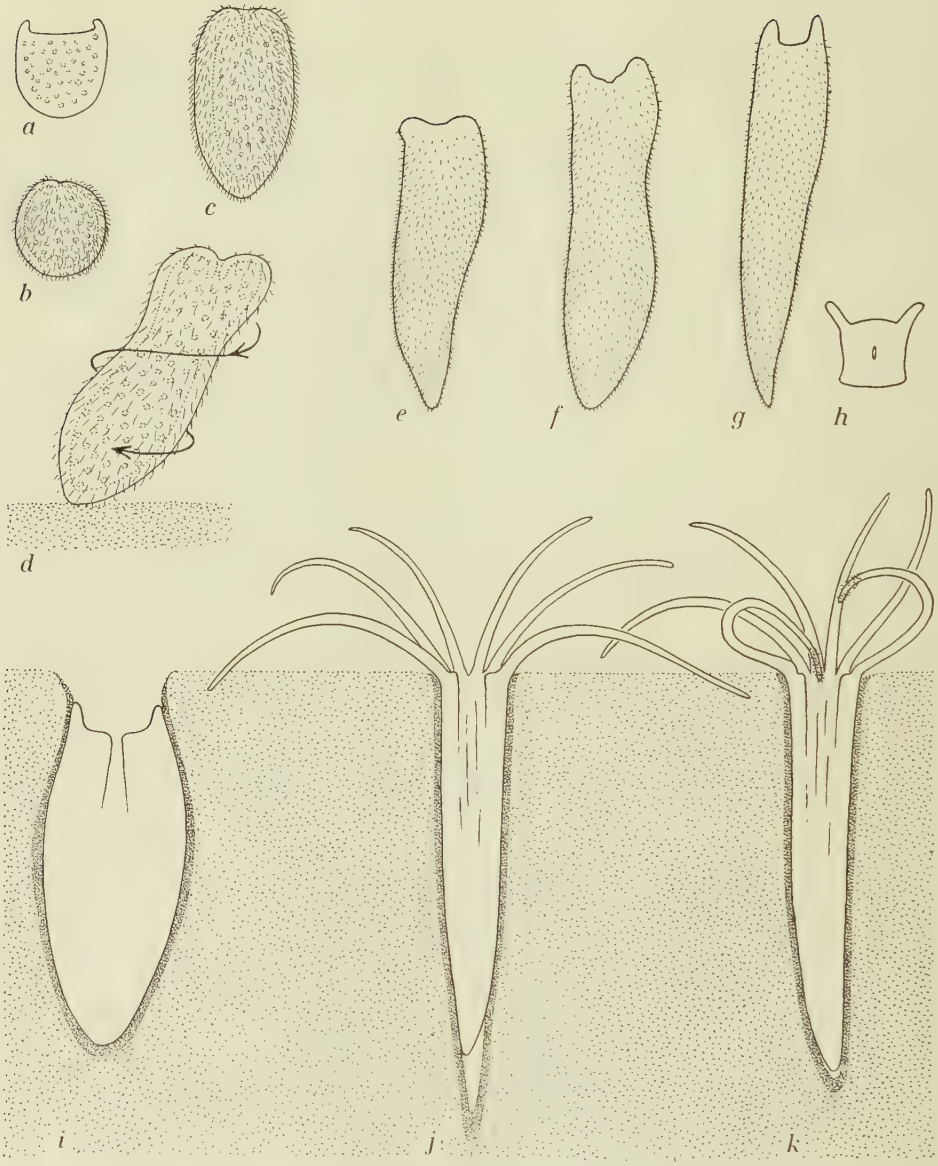


Fig. 20. *Pachycerianthus multiplicatus*. Von der Invagination bis zur Festsetzung. *a* Invagination; *b* Gastrula; *c* freischwimmende Larve; *d* Übergang zum Bodenleben; *e*, *f*, *g* und *i* junge festsitzende Larven mit beginnender Tentakelbildung; *h* Oralfeld von *g*; *j* und *k* ein paar Monate alte Larven; *k* Detritusaufnahme. Weiteres siehe im Text. Vergr. ca. 10 ×.

der jungen Nematocysten in undevaginiertem Zustand zu urteilen, handelt es sich hier hauptsächlich um Mastigophoren. Siehe Cnidom, S. 125.

Während des freischwimmenden Stadiums kommen diese jungen Nesselzellen jedoch nicht zur Anwendung. Sie werden offenbar nicht für Devagination fertig. Auf Hindernisse und Beute verschiedener Art reagieren die Larven nicht mit Devagination der Nematocysten. Auch kann man bei diesen Larven keine Devagination durch schwache Konzentrationen Essigsäure herbeiführen.

Ein recht gutes Bild der eben beschriebenen, schwach konischen Larve geben Taf. 11, Fig. 3 und Taf. 10, Fig. 7. Die Entwicklung bis zu diesem Stadium beansprucht kaum eine Woche. Die *Pachycerianthus*-Larven mit diesem Aussehen schwimmen ein paar Tage umher. Dabei halten sie sich unmittelbar über dem Boden auf.

Nach einem Umherschwimmen von ein paar Tagen nimmt die Bewegungsgeschwindigkeit stark ab, und der Aboralpol scheint immer schwerer zu werden (Textfig. 20 *d*). Im übrigen hat die Larve dieselbe Organisation wie bisher. Septen sind noch nicht angelegt. Vgl. Aktinienplanulae. Um die definitive Mundöffnung, die noch immer keine Nahrung von aussen empfängt, ist eine flache Einsenkung zu beobachten. Die Entwicklung der Nesselzellen ist nicht viel weiter fortgeschritten. Dagegen sind gegen Ende des freischwimmenden Stadiums Schleimzellen im Ektoderm vom Oralfeld bis zum Aboralpol hinab verstreut. Aboral ist die Larve nun spitzer als vorher. Im Ektoderm liegen die Muskelfasern dichter als früher (Taf. 10, Fig. 9, *my*).

Die Larven, die nun ca. $2\,^1/_2$—3 mm lang sind, verlassen in diesem Zustand das freie Wasser. Sie beginnen unter langsamer Schraubenbewegung immer mehr eine solche Stellung einzunehmen, dass ihre Längsachsen mehr oder weniger rechtwinklig zum Bodensubstrat stehen. Wenn die Aboralpartie der Larve mit der obersten Bodenschicht in Berührung kommt, schraubt sich die Larve unter langsamer Rotation in diese ein. Damit ist sie zum Bodenleben übergegangen. Vgl. Textfig. 20 *i*.

8. Festsetzung und weitere Entwicklung.

Bei der Festsetzung hat die *Pachycerianthus*-Larve keine Tentakel. Auch die Septenbildung ist noch nicht in Gang gekommen. Die Larve, die nun reichlich eine Woche alt ist, hat eine sukzessive Streckung durchgemacht und ist ca. 3 mm lang. Die Länge des Stomodaeums hat nicht in gleichem Masse zugenommen wie die Länge des Körpers, und das Stomodaeum nimmt einen kleineren Teil der ganzen Larvenlänge ein als früher. Eine Siphonoglyphe ist noch nicht ausgebildet. Auffallend rasch vollzieht sich das Wachstum der Muskelfasern in den Ek-

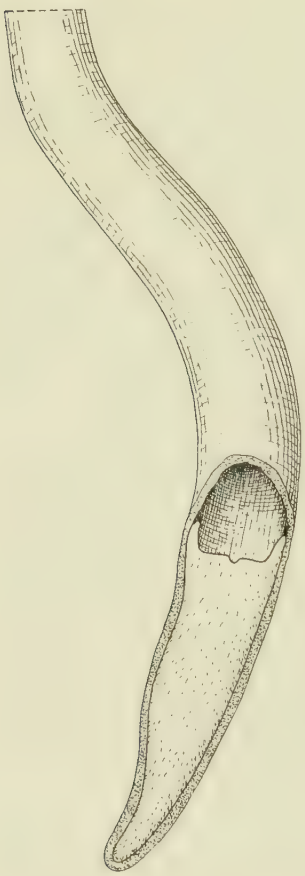


Fig. 21. *Pachycerianthus multiplicatus*. 12 Tage alte Larve in ihrer Larvenröhre. Vergr. ca. 10 ×.

todermzellen. Im Ektoderm der Körperwand bilden diese Muskelfasern eine noch dünne Längsmuskelschicht (Taf. 10, Fig. 9). In dem stomodaealen Ektoderm sind zu diesem Zeitpunkt die Muskelfasern weniger zahlreich. Die Larve besitzt indes jetzt eine recht gute Kontraktionsfähigkeit. Kontraktionen finden nun bei Berührung mit dem Bodensubstrat statt und begünstigen ein rasches Hinabdringen in den Lehm. Bei der Festsetzung wirkt jedoch das Flimmerkleid mit, welches noch teilweise vorhanden ist. Die Schläge der Flimmerhaare erzeugen eine Schraubbewegung, welche die Larve durch die lockere Oberfläche in das Substrat hineintreibt. Vgl. Textfig. 20.

Im Ektoderm der freischwimmenden Larve findet man Schleimzellen vom Aboralpol bis zum Oralfeld hinauf verstreut. Während des Umherschwimmens der Larve haben diese Schleimzellen offenbar keine Funktion. Während der Festsetzung geben die Schleimzellen, unter anderm bei den Kontraktionen der Körperwand, Schleim ab, der rasch ein Schleimfutteral um die Larve bildet (Taf. 11, Fig. 4). Auf der ganzen Fläche dieses Schleimfutterals bleiben Lehmteilchen haften, und die erste Larvenröhre ist fertig. Der ersten Röhre fehlen alle Arten von Nematocysten. Sie besteht ausschliesslich aus Schleim und Lehmteilchen. Gewöhnlich wird sukzessiv während des Wachstums die erste dünne Röhre aufgebaut. Dieselbe wird fester durch vermehrte Schleimmengen und Massen von Nematocysten von der Körperwand. In den ersten Monaten nach der Festsetzung finden sich indes keine Nematocysten in den Röhren. Vgl. *Cerianthus lloydii*, S. 138.

Gelegentlich sieht man, dass die Larve, die sich kürzlich festgesetzt hat und von der dünnen Röhre umhüllt ist, diese verlässt und in der Bodenschicht hingleitet, wobei sie einen Schleimrand hinterlässt. Binnen kurzem erfolgt eine neue Festsetzung mit Röhrenbildung, und ist das Milieu nun geeigneter, so wird die Festsetzung definitiv. Vgl. Textfig. 21.

Einige Tage nach der Festsetzung beginnen die ersten Tentakel in der Peripherie des Oralfeldes als höckerförmige Ausbuchtungen der Körperwand angelegt zu werden. Diese sind das erste Paar Randtentakel

(Taf. 11, Fig. 5). Während der folgenden Wochen kommen noch ein Paar Randtentakel und ein medianes unpaares Randtentakel hinzu. Letzteres entspricht dem Richtungstentakel bei den übrigen Cerianthariern.

Während des fortgesetzten Wachstums wird ein Stadium passiert, das recht gut mit der Organisation der Cerinula übereinstimmt. Sechs Mesenterien sind angelegt, aus denen zwei Paar Seitenfächer, ein sog. Richtungsfach und diesem gegenüber ein Neubildungsfach hervorgehen, in dem später neue Mesenterienpaare angelegt werden. Oberhalb der Seitenfächer stehen die Randtentakelpaare I und II. Vgl. Textfig. 22.

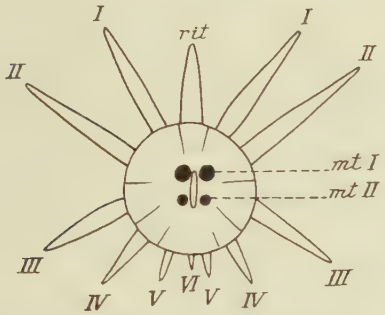


Fig. 22. *Pachycerianthus multiplicatus.* Oralfeld einer Larve, 2½ Monate alt. *mt* Oraltentakel, *rit* Richtungstentakel, *I, II, III* usw. = 1., 2., 3. usw. Paar Randtentakel.

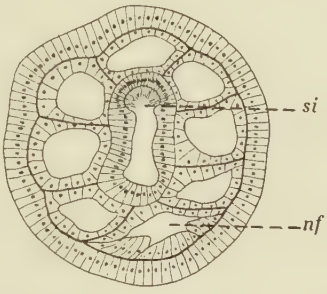


Fig. 23. *Pachycerianthus multiplicatus.* Querschnitt durch eine Larve, ca. 2 Monate alt. *si* Siphonoglyphe, *nf* Neubildungsfach. Vergr. ca. 20 ×.

Nach ungefähr zwei Monaten hat die Anlegung von Mesenterienpaaren in der Neubildungskammer zur Entstehung mehrerer neuer Paare und damit auch von Tentakeln geführt. Eine zwei Monate alte Larve hat bereits fünf Paar Randtentakel und Anlagen zu vier Mundtentakeln. Dorsal ist nun eine Siphonoglyphe ausgebildet (vgl. *Cerianthus*, S. 119), wodurch die Larven einen bilateral-symmetrischen Bau bekommen haben. Siehe Taf. 11, Fig. 6 und 7. Vgl. Textfig. 23 und 20 *j—k*. Das Protomesenterium III ist kräftig entwickelt und mit Filamenten versehen.

In grossen Zügen ist die Übereinstimmung mit bekannten Cerianthariern eine recht gute. Das dorsale Richtungsfach, eine einzige Siphonoglyphe und das ventrale Neubildungsfach (Textfig. 23, *nf*), in dem die Metamesenterien angelegt werden, sind Einzelheiten der Organisation, denen wir auch bei *Cerianthus lloydii* begegnet sind, allerdings dort schon im freischwimmenden Stadium. Speziell in dem Gebiet, welches entstanden ist, nachdem der Organisationsplan der Cerinula überschritten war, nimmt die Länge der Tentakel von der Dorsalseite nach der Neubildungskammer ab, wie bei allen Cerianthariern, die älter sind als die Cerinula. Auf die weitere Anlegung der Metamesenterien, ihre Anord-

nung und die Ausstattung der Filamente mit Nematocysten gehe ich hier nicht näher ein. Vgl. unter anderm über die Mesenterien CARLGREN, 1912 und 1931 sowie VAN BENEDEN, 1923 (posthum).

9. Zusammenfassung der wichtigsten Resultate. Pachycerianthus multiplicatus.

1. Die Oocyten gehören zum Entoderm. Sie werden während des grösseren Teils des Jahres angelegt. Eier mit Reduktionsteilung treten im Gegensatz zu *Cerianthus lloydii* während mehrerer Perioden des Jahres auf.

2. Hodenfollikel werden ebenso wie Oocyten während eines grossen Teils des Jahres angelegt. Fertige Spermien finden sich in den Mesenterien geschlechtsreifer Tiere während des ganzen Jahres.

3. Trotz synchroner Reifung der Geschlechtsprodukte in den hermaphroditischen Mesenterien scheint wie bei *Cerianthus* Fremdbefruchtung das Normale zu sein.

4. Trotz des Deutoplasmareichtums des *Pachycerianthus*-Eies (Eidurchmesser = 0,75 mm) sind die Furchungen total und äqual. Ein Übergang von radiärer zu spiraliger Anordnung der Blastomeren (Pseudospiralfurchung) ist bei *Pachycerianthus* sehr gewöhnlich. Diese Furchungsstadien ergeben normale Larven.

5. Die Blastula ist eine Coeloblastula, die zum grösseren Teil mit Dotter gefüllt ist. Sie besitzt keine Flimmerhaare, hält sich aber im Wasser schwimmend.

6. Die Entodermbildung erfolgt durch Invagination.

7. Die Gastrulation ergibt eine bewimperte Gastrula, die bald konische Form annimmt und äusserlich das Aussehen einer Aktinienplanula bekommt.

8. Nachdem die Larve ein paar Tage umhergeschwommen ist, setzt sie sich im Bodensubstrat fest. Die Larve hat nun ein Stomodaeum, weist aber keinerlei Spuren von Tentakeln und angelegten Mesenterien auf. Im Gegensatz zu dem, was man früher für Ceriantharienlarven angenommen hat, ist die Cerinula Organisation bei *Pachycerianthus* nicht an die freischwimmende Larve geknüpft. Erst nach einem Bodenleben von 1—2 Monaten hat die *Pachycerianthus*-Larve die für die sog. Cerinula typische Organisation erreicht.

IV. Sagartia troglodytes (Price).

Sagartia troglodytes (siehe Taf. 11, Fig. 9) lebt an der schwedischen Westküste in Schalensand oder auf Schalen. Die Art hat ein weites Verbreitungsgebiet. Sie findet sich längs der norwegischen Küste und bei Island. Nach Süden erstreckt sich ihr Vorkommen durch den Englischen Kanal bis ins Mittelmeer. Vgl. Pax, 1934; T. A. Stephenson, 1935 und Carlgren, 1942, S. 7. Die Art darf wohl ihrer Verbreitung nach im wesentlichen als mediterran-boreal angesehen werden.

Anatomisch-systematisch war die Gattung *Sagartia* Gegenstand mehrerer Untersuchungen. Arbeiten über die Entwicklungsbiologie fehlen dagegen. Zu den ausführlichsten anatomischen Arbeiten gehören die von O. u. R. Hertwig (1879). Bei diesen Autoren findet man sorgfältige Beschreibungen der Septen und ihrer Gonaden. Die Anatomie von *S. troglodytes* ist von A. F. Dixon (1888), Carlgren (1893) und Rees (1915) behandelt worden. Ausführliche Untersuchungen über Anatomie, Variation usw. sind unter anderm an schwedischem *Sagartia-troglodytes*-Material von T. A. Stephenson vorgenommen worden. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind zum Teil in Stephensons Monographie »British Sea Anemones» (1935) veröffentlicht.

1. Oogenese.

Sagartia troglodytes wird von mehreren Autoren als Hermaphrodit bezeichnet (u. a. Gosse, 1860). Vgl. von Heider, 1877. von Heiders *Sagartia troglodytes* aus Triest ist indes nach Carlgren (1942, S. 8) eine *Cereus*-Art. Auch T. A. Stephenson (1935) gibt für *Sagartia troglodytes* Hermaphroditismus an. Bei hermaphroditischen Aktinien wird im allgemeinen Protandrie angenommen. Stephenson hat (1929) indes einen Fall von synchroner Entwicklung der Geschlechtsprodukte gerade bei *Sagartia troglodytes* beschrieben. Vgl. *Cerianthus*, S. 112.

Im Gullmargebiet gibt während einer Fortpflanzungsperiode ein und dasselbe Individuum von *Sagartia troglodytes* nur eine Art Geschlechtszellen ab (Textfig. 24). Die Weibchen scheinen in den Fängen etwas zahlreicher zu sein als die Männchen.

Die Geschlechtszellen liegen im Entoderm. Sie scheinen sowohl bei *Sagartia troglodytes* als bei *Sagartiogeton undatus* von diesem Keimblatt zu stammen. Ihre Genese stimmt im grossen und ganzen mit den Verhältnissen bei den Ceriantharien überein. In gewissen Beziehungen ist die Übereinstimmung mit *Pachycerianthus* grösser als mit *Cerianthus*. Die jungen Oocyten besitzen beispielsweise keine Plasmaverbindung mit dem Epithel. Bei jungen Oocyten konnte ich keine Entsprechung zu dem »Eistiel» finden, den die Brüder Hertwig (1879) bei Aktinien beschrieben haben. Vgl. Textfig. 24.

Fig. 24. *Sagartia troglodytes*. Schnitt durch Mesenterium mit fertigen Oocyten. Vergr. ca. 180 ×.

Im Cytoplasma wachsender Oocyten kommen rundliche Partien vor, die sich bedeutend stärker färben als der übrige Plasmainhalt. Nun finden sich während des Oocytenwachstums hier und da zwischen den Oocyten Haufen runder Körper von körniger Struktur. Bei fixiertem Material ist keine deutliche Differenzierung in diesen Körpern nachweisbar. Die Möglichkeit, dass es sich um Drüsenprodukte handelt, ist nicht ausgeschlossen. Indes ist es wahrscheinlicher, dass man es mit umgewandelten Entodermzellen zu tun hat, die als Nährzellen fungieren. Ist dies der Fall, so würden die Verhältnisse denen gleichen, die wir bei *Pachycerianthus* gefunden haben. Um die wahre Natur dieser Gebilde und ihren eventuellen Zusammenhang mit gewissen Strukturen im Cytoplasma wachsender Oocyten zu ermitteln, sind indes ausführlichere Studien unter anderm an lebendem Material erforderlich.

Während des späteren Teils der Wachstumsperiode der Oocyten findet man diese in Kontakt mit dem Epithel. In der Kontaktzone buchtet sich das Epithel ein, und hier entsteht eine kleine Grube. Die Berührungszone zwischen Oocyte und Epithel umfasst bei *Sagartia troglodytes*, *Sagartiogeton undatus* und *Sagartiogeton laceratus* (Carlgren, 1942) mehr als eine Zelle. Die Struktur der eingebuchteten Partie des Epithels ist dichter als die des übrigen Epithels. Das Keimbläschen liegt unmittelbar unter der Einbuchtung. Ohne Zweifel ist hier eine Aufnahme von Nahrung aus dem Gastrocoel möglich. Vgl. »Zellenkrone», »Zellenpolster», S. 103. Über die Mesenteriumeinbuchtung als präformierte Geschlechtsöffnung siehe S. 104.

Die Reduktion geschieht durch Mitose. Der stark angeschwollene Kern der fertigen Oocyte steht peripher in engem Kontakt mit der Oocytenmembran. Die Kernmembran löst sich auf, und wo der Kern gelegen hat, zeigt sich die erste Richtungsspindel. Die Bildung von Richtungskörpern erfolgt im wesentlichen wie bei *Cerianthus*. Siehe S. 104. Wie bei den Ceriantharien sind die abgeschnürten Richtungskörper an der Aussenseite der Eimembran befestigt (Taf. 12, Fig. 2). Sie lösen sich wie bei *Cerianthus* sehr leicht vom Ei ab. Dass man am Ei befestigte Richtungskörper zu sehen bekommt, beruht in hohem Grade darauf, wie grosse Mengen reifender Eier man kontrollieren kann. Vgl. Appellöf, 1900, S. 9; Mc'Murrich, 1891, S. 305. Dass man keine Richtungskörper bei *Urticina*, *Metridium* und andern untersuchten Aktinien wahrnehmen konnte, erklärt sich sicher durch die rasche Bildung und Ablösung der Richtungskörper. Es erweist sich bei *Sagartia* als ziemlich ausgeschlossen, dass man beide Richtungskörper gleichzeitig am animalen Pol findet. Wenn Richtungskörper Nr. 2 erscheint, ist der erste schon verschwunden. Richtungskörper 1 und 2 haben im allgemeinen dieselbe Grösse. Die Grösse der Richtungskörper im Verhältnis zum Ei ist aus Textfig. 25 ersichtlich.

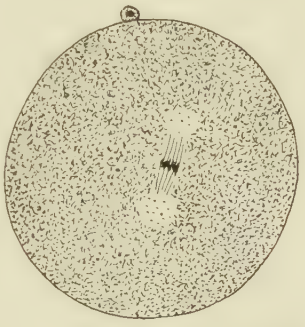


Fig. 25. *Sagartia troglodytes*. Ei mit Furchungsspindel und ansitzendem Richtungskörper. Vergr. ca. 450 ×.

Die Reduktionsteilung beginnt, wenn die Oocyten die Mesenterien verlassen. Sie wird im Gastrocoel oder auch unmittelbar ausserhalb desselben abgeschlossen. Schnitte einer sehr grossen Anzahl Eier — bei *Sagartia* bestehen kaum, wie bei den Ceriantharien, Schwierigkeiten der Materialbeschaffung — zeigen, dass der reduzierte Eikern kurze Zeit am animalen Pol verbleibt (Taf. 12, Fig. 1). Der reduzierte Kern ist rundlich und zeigt keine starken Chromatinfärbungen durch Kernfarbstoffe. Wo die Richtungskörper gesessen, kann sich eine flache Einbuchtung finden (Taf. 12, Fig. 1).

Das reife Ei hat einen Durchmesser von 0,08—0,09 mm und ist bei auffallendem Licht rotbraun. Es besitzt eine dünne, strukturlose Eimembran, die niemals Fortsätze in Form von Stacheln hat. Vgl. *Urticina*, Appellöf, 1900. Unter der Eimembran liegt eine Schicht von ziemlich homogenem, dünnflüssigem Grundcytoplasma. Diese Cytoplasmaschicht findet sich rings um die Peripherie des ganzen Eies. Nach innen von diesem dünnen Cytoplasmamantel wird die Struktur mehr granulös. Die Körner, welche hier wechselnde Grösse haben, liegen in gewissen Ge-

bieten dichter als in anderen. Vgl. Textfig. 30 *G*. Vermutlich sind diese Gebilde nichts anderes als Inseln von Deutoplasmamaterial. Geht man in zentripetaler Richtung weiter, so findet man unter dieser schmalen Zone das Cytoplasma von dicht liegenden Dotterkörnern einheitlicher Grösse erfüllt. Der Kern liegt noch peripher am animalen Pol. Um den Kern hat das Cytoplasma deutlich eine etwas dichtere Struktur als sonst in den peripheren Teilen. Dies ist in groben Zügen der Bau des Eies, wenn man lebendes Material untersucht.

Bei konserviertem Material verändert sich das Bild etwas. Taf. 12, Fig. 1 zeigt die Photographie eines Schnittes von einem Zenker-konservierten reifen Ei. Hier sieht man unter der Eimembran eine Schicht von kräftig gefärbten Körnern (Eisenhämatoxylin). Darunter folgt bis zum Zentrum des Eies ein mehr homogen gefärbtes Gebiet. In ihrer Ausdehnung entspricht Zone 1 hier sowohl dem Cytoplasmamantel als dem granulösen Gebiet des lebenden Eies. Das homogen ausgefüllte zentrale Gebiet hat bei lebendem und bei konserviertem Material ungefähr dieselbe Ausdehnung. Bei einem Vergleich zwischen lebendem und konserviertem Material ist es unbestreitbar, dass der Strukturunterschied, den man im *Sagartia*-Ei zwischen den peripheren Teilen und der grossen Zentralzone bemerkt, besonders stark unter anderm durch das sukzessive Eindringen des Konservierungsmittels hervorgehoben wird.

Ein gleichartiger Unterschied zwischen der Peripherie und dem Zentrum des Eies ist bei den Eiern mehrerer anderer Aktinien beobachtet worden. Nach Appellöfs (1900, S. 6—7) Beschreibung besteht das *Urticina*-Ei in groben Zügen aus einem peripheren, protoplasmatischen, vergleichsweise feinkörnigen »Ektoplasma« sowie einem mit grossen Dotterkörnern versehenen »Endoplasma«. Nichts scheint zu hindern, dass man diese Terminologie auch bei dem *Sagartia*-Ei anwendet. Bei *Bolocera tuediae* haben die Eier einen gleichartigen Bau. Wietrzykowski fand bei *Edwardsia beautempsii* (1914, S. 784—785), dass das Ei unter der Eimembran aus einer oberflächlichen Ektoplasmaschicht und einer »zone corticale« sowie einer zentralen Masse besteht, welche hauptsächlich Deutoplasma enthält. Bei diesen Aktinien findet sich also wie bei *Sagartia* und *Sagartiogeton* eine konzentrische Struktur. Vgl. auch Allg. Teil, S. 193.

Die Pole des reifen Eies lassen sich gewöhnlich von aussen morphologisch nicht voneinander unterscheiden, nachdem sich die Richtungskörper — wie es meist der Fall ist — von der Eimembran abgelöst haben. Es ist indes von gewisser praktischer Bedeutung, an dem reifen lebenden Ei die Lage des animalen Poles und damit die der Eiachse zu bestimmen, unter anderm, um dann den Verlauf der Teilungsfurchen feststellen zu können. Deshalb habe ich während mehrerer Fortpflan-

zungsperioden Versuche mit Vitalfärbungen reifer Eier angestellt. Dabei hoffte ich auf das dichte Cytoplasma um den Vorkern des Eies. Dieses dichte Plasma konnte an geschnittenem Material beobachtet werden. Nach einer Anzahl Versuche mit verschiedenen Vitalfarbstoffen gelang es auch, bei unbefruchteten reifen Eiern zu entscheiden, wo der Animalpol lag. Färbungen mit schwachen Brillantkresylblaulösungen verleihen dem *Sagartia*-Ei eine schwach violette Farbe. Das dichte Plasma um den Kern färbt sich indes nach 15—25 Minuten bedeutend kräftiger als das Plasma im übrigen. Vgl. Textfig. 30.

Diese Färbungen mit Brillantkresylblau wirkten in keiner Weise störend auf die normale Entwicklung des Eies. Diese Eier, bei denen das Gebiet um den Kern stark gefärbt war, waren ein ausgezeichnetes Studienmaterial, um eine Vorstellung von den Veränderungen im Ei von der Befruchtung bis zu eintretender Blastomerenbildung zu gewinnen. Vgl. Furchung, S. 178.

2. Spermiogenese und Sperma.

Die Spermien sind von normalem Nematospermientypus. Spermien von Aktinien sind ausführlich von G. Retzius (1904) beschrieben worden.

Die Spermiogenese stimmt mit der bei den Ceriantharien überein. Hodenfollikel von maximaler Grösse treten mehrere Monate vor der Eiablösung auf und haben zuerst im Zentrum fertige Spermien. Schon im Juni — 1 ½ Monate vor dem Beginn der Fortpflanzungszeit im Gullmargebiet — findet man bei *Sagartia troglodytes* fertige Spermien. Die Hodenfollikel lösen sich indes nicht vor Anfang August auf. Vgl. im übrigen *Cerianthus*, S. 108.

3. Laichen.

Sagartia troglodytes liefert im Gullmargebiet nur einmal jährlich reife Geschlechtsprodukte. Dies geschieht gewöhnlich Anfang August bei einer Temperatur von ungefähr 15°. In den untersuchten Jahren 1939—42 überstiegen die Variationen des Eintritts der Laichzeit nicht eine Woche. Da die Fortpflanzungszeit so spät im Sommer einsetzt, scheint nicht einmal der ungemein kalte Winter 1941—42 ihren Eintritt nennenswert haben hinausschieben können. Die Hinausschiebung der Fortpflanzung nach einem anormal kalten Winter war besonders auffallend bei *Cerianthus lloydii*. Siehe S. 133. Wie bei *Cerianthus* fällt bei *Sagartia* die Wachstumsperiode der Oocyten zum Teil in den Winter. Aber ein normaler Sommer ist offenbar für diese Litoralform hinreichend, damit das Laichen zu ziemlich normaler Zeit erfolgt. Dasselbe dauert an den Laichstellen mindestens zehn Tage.

Die Aktinien sind trotz ihrer Bilateralsymmetrie ziemlich stationär festsitzende Tiere. Indes sind bisweilen kürzere Fortbewegungen bei Aktinien in Aquarien beobachtet worden. Diese können ihre Ursache sicher u. a. in verändertem Sauerstoff- und Lichtzugang haben. Solche Fortbewegungen sind übrigens von R. C. Osburn (1914) beschrieben worden. Die Bewegung erinnert an die wellenförmige Bewegung, welche gewisse kriechende Schnecken kennzeichnet. Parker hat (1917) seine Aufmerksamkeit auf die Muskeltätigkeit bei der Fortbewegung der Aktinien gerichtet. Die Retraktoren der Mesenterien scheinen unter anderm das Heben der Fußscheibe von der Unterlage zu bewirken.

Kürzere Wanderungen kommen nicht nur in Aquarien, sondern auch in der Natur vor. Man sieht beispielsweise hin und wieder, wie auf der Innenseite von Muschelschalen die Fußscheibenabdrücke einander in Reihen folgen und dass die Aktinien oft am äussersten einen Ende der Reihe festsitzen. Bei *Sagartia*-Arten habe ich häufig beobachtet, dass unter anderm im Winter Nahrungsmangel (Planktonten) kleinere Ortsbewegungen veranlassen konnte.

Unbekannt scheint dagegen die Tatsache zu sein, dass sich gewisse Aktinien in der Fortpflanzungszeit von der Stelle bewegen. So verhält es sich bei *Sagartia troglodytes*. Diese Wanderungen im Zusammenhang mit dem Laichen haben, im Gegensatz zu mehreren der oben erwähnten, eine bestimmte Richtung und erfolgen durchgehend bedeutend rascher. In der Hauptsache finden diese Fortbewegungen bei Abgabe der Geschlechtsprodukte folgendermassen statt:

Hält man während der Fortpflanzungszeit Männchen und Weibchen zusammen in einem Laichaquarium mit strömendem Wasser, so findet man, dass das Laichen damit beginnt, dass ein Männchen Sperma entweder durch die Poren der Tentakelspitzen oder an der Fußscheibe abgibt. Dabei verbleibt das Männchen an seiner ursprünglichen Stelle. Nach einigen Minuten werden die Weibchen, die sich in der nächsten Umgebung befinden, unruhig und biegen die Tentakelkronen nach dem spermienabgebenden Männchen. Unmittelbar danach buchtet sich die früher kreisrunde Fußscheibe aus, mit einer Spitze gegen das noch immer aufrechtstehende und stationäre Männchen (Textfig. 26 *A*). Nun beginnen ein oder zwei — bisweilen mehrere — Weibchen sich in der Richtung des ausgebuchteten Fußscheibenzipfels unter Schleimabsonderung nach dem Männchen hin zu bewegen. Wenn der Boden es gestattet, erfolgt diese Wanderung schnurgerade auf das spermienabgebende Männchen zu. Die Fußscheibe wird stückweise gehoben und in der Bewegungsrichtung gestreckt. Die Wanderungen der Weibchen nach dem Männchen hin hören auf, wenn Kontakt zwischen den Fußscheiben erreicht ist (Textfig. 26 *B*).

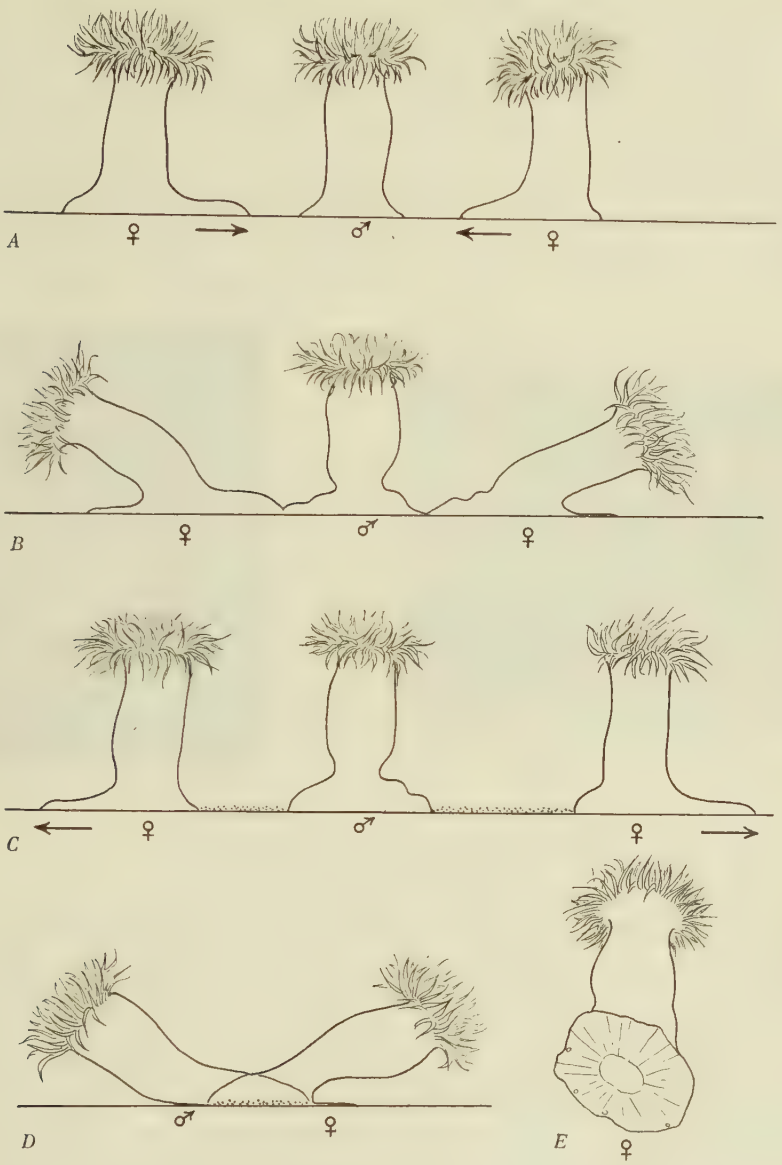
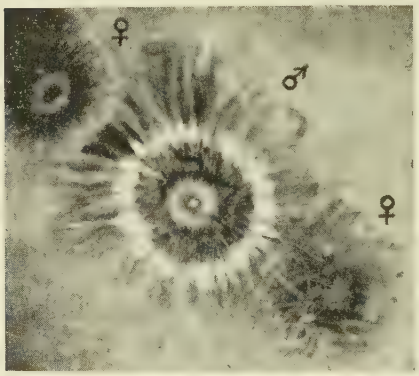


Fig. 26. *Sagartia troglodytes.* Wanderung beim Laichen. Weiteres siehe im Text. Ca. 1/3 nat. Grösse.

Wenn viele Weibchen und Männchen zusammen im Aquarium sind und die begonnene Spermienabgabe bei mehreren männlichen Individuen einsetzt, findet man die Tiere nach kurzer Zeit gewöhnlich paarweise befestigt. So fand ich bei mehreren Laichgelegenheiten bis zu sechs und acht Paare, von denen jedes aus einem weiblichen und einem

männlichen Individuum bestand. Sind nicht genügend viele spermaabgebende Männchen vorhanden, so wird ein Männchen von zwei oder mehr Weibchen umgeben. Siehe Textfig. 26 *B* und 27 *A*. Dies scheint übrigens nicht zu den Seltenheiten zu gehören. Die Anzahl der Weibchen war in den Fängen oft grösser als die der Männchen.

Wenn Kontakt zwischen einem Männchen und einem Weibchen erreicht ist, werden Zipfel der Fußscheiben gegeneinander gepresst und gehoben, so dass eine Kammer zwischen den beiden Tieren entsteht. Siehe Textfig. 26 *D* und 27 *B*. In diesem Raum trifft man bald sowohl



A

B

Fig. 27. *Sagartia troglodytes*. Laichen. *A* vgl. Textfig. 26 *B*. *B* vgl. 26 *D*. Photo von lebendem Material. Ca. 1/3 nat. Grösse.

Spermien als Eier an. Beide Arten von Geschlechtsprodukten können durch Poren in den Fußscheibenzipfeln abgegeben werden. Vgl. Textfig. 26 *D* und *E*. In diesem relativ geschlossenen Gewölbe erfolgt die Befruchtung der Eier. Wenn letztere durch die Poren der Fußscheibe ausgepresst werden, haben sie im allgemeinen die Reduktionsteilung durchgemacht, sind aber noch unbefruchtet. Eine Überführung von Spermien während dieser Bildung eines geschlossenen Gewölbes in den Körper des Weibchens habe ich dagegen nicht konstatieren können.

Der von den Fußscheiben gebildete Raum kann einen oder ein paar Tage bestehen bleiben. Danach beginnen das oder die Weibchen, sich ein Stück vom Männchen zu entfernen. Siehe Textfig. 26 *C*. Während dieser Bewegung, die auch in gerader Linie erfolgt, breitet sich die Eiermasse, die sich noch in dem geschlossenen Raum befand, auf dem Boden aus. Nun können auch neue Eiermengen vom Körper des fortwandernden Weibchens abgegeben werden, gewöhnlich durch die Fuß-

scheibenzipfel. Die Eier lagern sich also, teilweise von dünnem Schleim zusammengehalten, der bei der Eiabgabe abgesondert wird, dicht aneinander auf dem Boden in unmittelbarer Nähe des Männchens.

Nach dieser ersten Eiabgabe kontrahieren sich die Weibchen recht stark. Aber nach einigen Tagen strecken sich Körper und Tentakel wieder. Bald sieht man eine abermalige Wanderung zu den Männchen, welche stationär geblieben sind. Auch diese Wanderungen setzen vor-

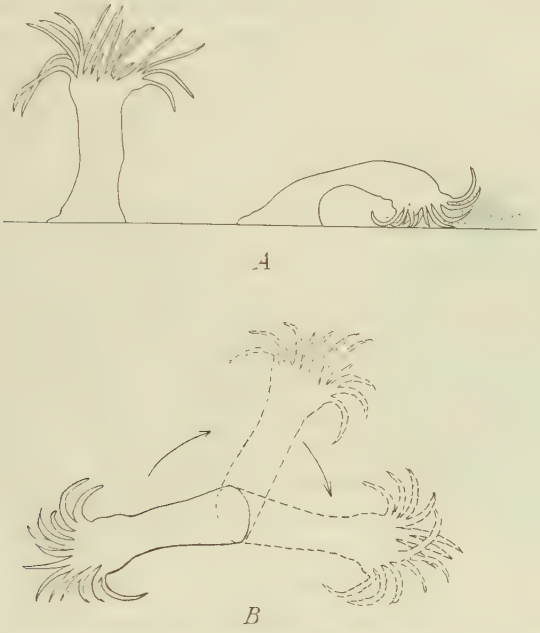


Fig. 28. *Sagartia troglodytes.* Laichen ohne Wanderung. Siehe Text.

hergehende Spermaabgabe voraus. Der Verlauf der Eiabgabe wiederholt sich nun in der oben beschriebenen Weise.

Das soeben geschilderte Laichen ist zweifellos das gewöhnlichste. Mehrere Einzelheiten, beispielsweise der Mechanismus bei Auslösung der Wanderungen usw., erfordern ausführliche Untersuchungen. Schon bei den gemachten Beobachtungen gewinnt man sehr stark den Eindruck, dass diese Wanderungen in ausgezeichneter Weise das Zusammentreffen der Geschlechtszellen sichern. Die Art und Weise, in der die Geschlechtsprodukte abgegeben werden, scheint mir bei diesen Beständen von *Sagartia troglodytes* an einem Fundort wie den Strömmarna mit seinen starken Wasserbewegungen ein recht bedeutsames Moment der Fortpflanzungsbiologie zu sein.

Der Vollständigkeit halber möchte ich bemerken, dass bei einem Versuch eine Reihe Abweichungen von dem oben beschriebenen Verlauf

beobachtet werden konnten. Hier blieben die Fortbewegungen der Weibchen aus. Die Geschlechtsprodukte wurden in folgender Weise abgegeben: Die Männchen begannen wie gewöhnlich, unter Streckungen des Körpers Sperma abzugeben. Eine ringförmige Einschnürung wanderte von hinten nach vorn. Grauweisse Wolken wurden hauptsächlich durch die Tentakelspitzen ausgepresst. In der ausgepressten Masse befanden sich fertige Spermien und Spermiden, aber auch kleine Kuchen aus Spermatocyten sowie ausserdem Schleim, der teilweise aus Drüsen im Mesenteriumrand stammte. Der Schleim hielt die Spermien eine Zeitlang zusammen. Schleim und Sperma sanken auf den Boden. Kurze Zeit nach Auspressung des Spermas sah man weibliche Tiere sich am Boden ausstrecken. Aboral bildeten sich Einschnürungen und verschoben sich nach vorn (Textfig. 28). Bald verliessen die braunen Eier die Muttertiere, hauptsächlich durch die Tentakelspitzen, aber auch durch die Fußscheibe. Als die Eiabgabe einige Minuten stattgefunden hatte, drehten sich die Körper, und die Auspressung von Eiern nahm ihren Fortgang. Nach neuen Drehungen und neuen Eiabgaben fand man die Eier kreisförmig um die Anheftungsstellen der Tiere angeordnet. Es fällt mir schwer zu glauben, dass dies das normale Verhalten bei Abgabe der Geschlechtsprodukte ist, und zwar aus zwei Gründen. Erstens war die Wassertemperatur in diesem Falle infolge ungenügender Durchströmung 4° über die an den Laichstellen normale (15°) gestiegen. Zweitens waren die Männchen, wie nähere Untersuchung ergab, in der Mehrheit. Sonst sind gewöhnlich die Weibchen in den Fängen bedeutend zahlreicher als die Männchen. Bei etwas erhöhter Temperatur pflegt, vor allem bei vielen Litoralformen, eine rasche Abgabe der Geschlechtsprodukte stattzufinden. Bei diesem Versuch gaben eine Anzahl Männchen fast gleichzeitig aussergewöhnlich grosse Spermamengen ab. Vielleicht unterblieben infolge des explosionsartigen Auftretens von Spermien im *ganzen* Aquarium die sonst so charakteristischen Wanderungen der Weibchen.

Unter allen Umständen scheint eine unbedingte Voraussetzung für die Eiablösung zu sein, dass vorher Sperma ins Wasser abgegeben worden ist. Völlig geschlechtsreife Weibchen, die in einem Aquarium isoliert sind, legen keine Eier ab. Bei einigen Versuchen schwankten die Zeiträume zwischen der Sperma- und der Eiabgabe zwischen zehn Minuten und einer halben Stunde. Viele marine Evertebraten scheinen die Eier unter derselben Bedingung — vorhergehende Spermaabgabe — abzugeben (z. B. *Amphiura filiformis*, *Cucumaria frondosa*, *Ostrea virginica* u. a.). Vgl. u. a. Mortensen, 1920; J. Runnström, 1941.

4. Befruchtung.

Die Befruchtung erfolgt ausserhalb des Gastrocoels, wenn die Eier den Boden erreicht haben oder auf ihn herabsinken. Bei *Sagartia troglodytes* aus dem Gullmargebiet fand ich trotz ausgezeichneter Gelegenheiten, abgelöste Eier im Gastrocoel zu untersuchen, keine befruchteten Eier in diesem. Die Spermien können überall auf der Eiperipherie angreifen. Das Gebiet um den animalen Pol wird ebensogut besetzt wie das um den vegetativen. Vgl. Textfig. 29 *A*.

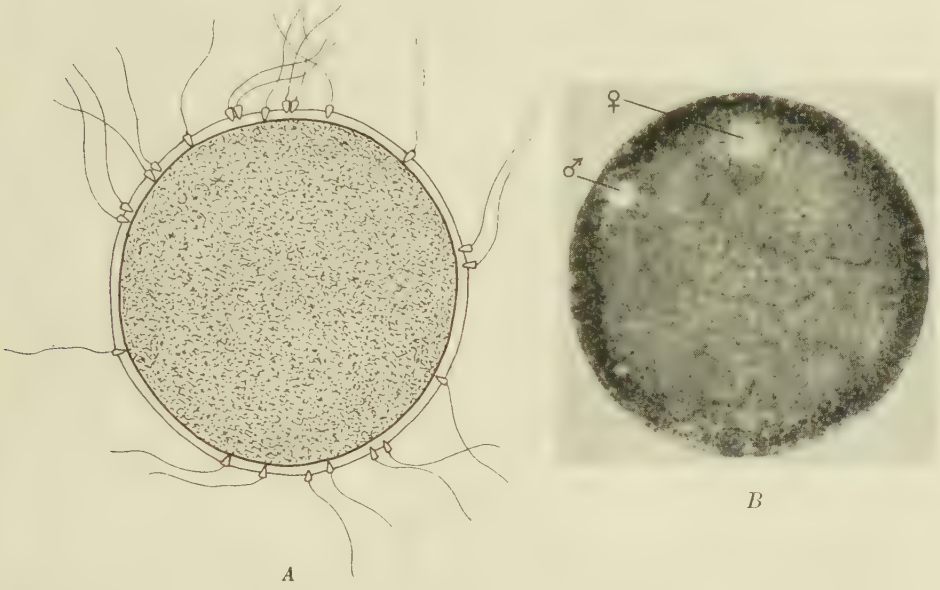


Fig. 29. *Sagartia troglodytes*. *A* Ei mit angreifenden Spermien. Vgl. Taf. 11, Fig. 10. *B* Spermakern (♂) unter der Eimembran. Weiblicher Pronucleus (♀) am Animalpol. Vergr. ca. 500 ×.

Die Befruchtung fand in den beobachteten Fällen statt, während der weibliche Pronucleus in der Nähe des animalen Pols lag. Das Eindringen des Spermiums und die Befruchtung erfolgt bei *Sagartia* erst nach Abschluss der Reduktionsteilung. Auf Textfig. 29 *B* sieht man den reduzierten Eikern und unmittelbar links davon einen Spermakern, der sofort nach dem Eindringen des Spermiums runde Form angenommen hat. Das Eindringen durch die Eimembran erfolgte hier in der animalen Eihälfte.

Das eindringende Spermium hebt so gut wie augenblicklich die Befruchtungsmembran. Die gebildete strukturlose Befruchtungsmembran tritt bei einem grossen Prozentsatz der Eier ohne besondere Massnah-

men deutlich hervor. In den Fällen, wo die Eier keine deutliche Membranbildung zeigten, konnte ich in vielen Fällen eine homogene, aber dünne Befruchtungsmembran nach Schrumpfung des Eies mit Hilfe einer hypertonischen NaCl-Lösung (1 Teil 2,5 n NaCl, 2 Teile Meerwasser) nachweisen. Vgl. J. Runnström, 1941. Bei *Sagartia troglodytes* findet also gewöhnlich eine Membranhebung im Zusammenhang mit dem Eindringen des Spermiums statt. Bei überreifen Eiern konnte indes in gewissen Fällen Entwicklung ohne deutliche Membranhebung konstatiert werden.

Auch bei *Metridium* bildet sich eine dünne Befruchtungsmembran, wenn das Spermium eindringt. Weder bei *Sagartia* noch bei *Sagartiogeton*, *Halcampa* oder *Metridium* kommt die stachelige Eihülle vor, die u. a. von Appellöf (1900) bei mehreren Aktinien, z. B. *Bolocera* und *Urticina*, beschrieben worden ist.

Taf. 11, Fig. 10 zeigt eine Teilvergrösserung der Photographie eines lebenden Eies ein paar Minuten nach der Membranhebung. Die Befruchtungsmembran ist hier voll mit aktiven Spermien besetzt. Die Spermienköpfe, *sk*, werden ganz von der Befruchtungsmembran, *bm*, umfasst. Solange keine Furchungen begonnen haben, kann man die Bewegungen der Spermienschwänze ausserhalb der Membran beobachten. Die Befruchtungsmembran bleibt während der Furchungen bestehen, und noch im 32-zelligen Stadium kann sie dasselbe gleichförmige Aussehen haben wie unmittelbar nach der Befruchtung.

5. Furchung.

Eine Analyse der Furchungen bei einem grossen Material von *Sagartia troglodytes* ergibt, dass hier mehrere Furchungstypen zu normaler Larvenentwicklung führen. Diese Furchungsvariation ist zweifellos verblüffend. Man fragt sich, zu einem wie grossen Teil diese Mannigfaltigkeit auf dem Aquariummilieu beruht. Während *Sagartia* eine Musterkarte wechselnder Furchungen aufweist, sind die Furchungstypen bei den untersuchten Ceriantharien innerhalb ein und derselben Art ziemlich fest. Man kann hier einwenden, dass das zugängliche Material bei *Cerianthus lloydii* zu klein war, als dass eventuelle Furchungsvariationen hätten hervortreten können. Stark kontrastiert *Sagartia* indes gegen *Pachycerianthus*. Bei *Pachycerianthus*, wo reichlich Eier zur Verfügung standen und Versuche mit Variation des Temperatur- und Salzgehaltsfaktors leicht angestellt werden konnten, wiesen die Furchungen entweder einen Haupttypus auf oder fanden überhaupt nicht statt. Vgl. S. 151.

Wir wollen zunächst die Schicksale des *Sagartia*-Eies nach der Be-

fruchtung verfolgen. Nachstehend gebe ich eine Übersicht über die gewöhnlichsten Furchungstypen, die ich in einem *Sagartia*-Material von reichlich 1 100 Eiern vertreten fand.

Indes ist in erster Linie hervorzuheben, dass man durch Vergleiche der Frequenz der Furchungstypen in verschiedenen Fortpflanzungsperioden bald zu dem Ergebnis kommt, dass doch immer ein Furchungstypus bedeutend zahlreicher vertreten ist als andere. Im *Sagartia troglodytes*-Material herrscht folgender Typus vor:

Nach der Befruchtung, die in unmittelbarer Nähe des animalen Poles geschieht, wandert der Zygotenkern nach dem Zentrum des Eies. Die sukzessive Wanderung des Zygotenkerns vom Animalpol kann an lebendem Material beobachtet werden. Durch Vitalfärbungen mit Brillantkresylblau wird nämlich das Cytoplasma, welches den Zygotenkern umgibt, stark gefärbt. Siehe S. 171. Diese Färbung bleibt in der Folge bestehen, ohne dass das Ei beschädigt wird.

Wenn sich der Zygotenkern dem Eizentrum nähert, verlängert sich der gefärbte Plasmaring, und im Zentrum des Eies entsteht die erste Furchungsspindel. Die Spindel hat ein Aussehen, welches als ziemlich normal bei astralem Typus von Mitose bezeichnet werden kann. Die Centriolen sind bei diesem deutoplasmareichen konservierten Material nicht immer nachweisbar. Die erste Furchungsspindel ist in eine Richtung ausgezogen, die grosse Übereinstimmung mit der Richtung der Eiachse zeigt. Im allgemeinen ist es bei Coelenteratenmaterial nicht leicht, diese Behauptung durch Anschauung zu beweisen, weil unter anderm die Richtungskörper gewöhnlich nicht zur Orientierung über die Lage der Eiachse dienen können. Siehe S. 170.

Ganz unmöglich ist jedoch eine solche Orientierung bei *Sagartia* offenbar nicht, wenn man über ein genügend grosses Material verfügt. Vereinzelt kann man dann das Glück haben, Bilder wie Taf. 12, Fig. 2 zu bekommen, mit ausgebildeter erster Furchungsspindel und ansitzendem Richtungskörper Nr. 2. Vgl. Textfig. 25. Auf dem Bilde ist das Chromatin in der Äquatorebene der Spindel zu einer dichten Platte angesammelt. Später wird dann ein Kern an jedem Pol der Spindel rekonstruiert. Dagegen erfolgt keine Wandbildung im Plasma, weder während die Spindel noch vorhanden ist, noch nach ihrem Verschwinden. Man bekommt also ein Ei mit zwei rundlichen Dotterkernen, die längs der Eiachse liegen. Bei vitalgefärbtem Material kann man diesen Verlauf recht gut verfolgen. Vgl. Textfig. 30 *A* und *B*.

Die beiden Tochterkerne behalten ihre Form 15—20 Minuten. Danach beginnt eine neue Kernteilung. Diese tritt bei beiden Tochterkernen einigermassen gleichzeitig ein. Bisweilen wurde beobachtet, dass der mehr animale Tochterkern in der Teilung demjenigen voran-

eilte, welcher näher dem vegetativen Pol lag. Die Membranen der Tochterkerne verschwinden, und die Spindeln werden binnen kurzem sichtbar.

Die beiden neuen Spindeln stehen rechtwinklig zur Eiachse. Es dauert nicht lange, bis vier Gruppen von Chromosomen als Resultat der Teilung entstanden sind. Aus jeder der vier Tochtergruppen von Chromosomen geht wie bei normaler Telophase ein Kern hervor. Die Kerne sind auch jetzt von einem mit Brillantkresylblau stark färbbaren Plasma umgeben. Durch die äquatoriale Ebene der Spindeln erfolgt auch jetzt keine Zellwandbildung wie sonst im ersten Teil der Telophase. Jedes Zeichen von Spindelbildungen verschwindet, und die vier Tochterkerne nehmen Ruhecharakter an. Rundlich und gut getrennt treten die vier Tochterkerne im Ei auf Textfig. 30 *C* hervor.

Erst nach einigen Minuten machen sich Zeichen einer Plasmafurchung bemerkbar. Das Gewöhnlichste bei diesen 4-kernigen Eiern scheint zu sein, dass auf der einen Seite des Eies in der Mitte zwischen dem animalen und dem vegetativen Pol eine Vertiefung entsteht, die sich sowohl meridional als äquatorial ausbreitet. Taf. 11, Fig. 12 und 13 zeigen Eier während der Teilung. In der einen Eihälfte sind also die Blastomeren bedeutend früher mehr oder minder abgeschnürt als in der andern. Vgl. Taf. 11, Fig. 13. Diese erste Plasmateilung, bei der keine deutlichen Ringfurchen auftreten, beansprucht nämlich bedeutend mehr Zeit als die folgenden Furchungen. Das Resultat dieser sukzessiven Plasmateilung sind indes vier gleichgrosse Blastomeren. Vgl. Textfig. 30 *D*. Die nächste Furchung, gewöhnlich in der Meridionalebene, liefert ein 8-zelliges Stadium von ziemlich gleichgrossen Blastomeren.

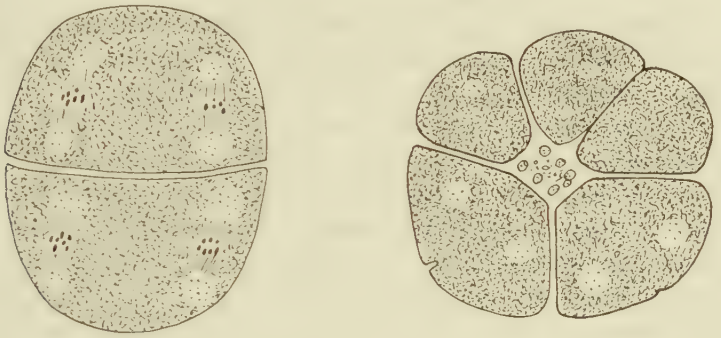
Die fortgesetzten Furchungen erfolgen mit gegeneinander rechtwinkligen Furchungsebenen. Im weiteren Verlauf entspricht die Furchung also in der Hauptsache dem Radiärtypus. Taf. 12, Fig. 3 und 4 zeigen Schnitte durch ein 8- bzw. 16-zelliges Stadium. Schon bei einem Stadium mit 8 Zellen kann man von einer engen Furchungshöhle sprechen. Vgl. Taf. 12, Fig. 3—6. Über die Furchungshöhle vgl. unten.

Die Furchungen verlaufen rasch. Der geschilderte Furchungstypus führt innerhalb etwa vier Stunden nach der Befruchtung zu einer 128-zelligen Blastula. Hiervon entfällt ungefähr 1 Stunde auf die Zeit von der Eibefruchtung bis zur ersten Durchfurchung des Eies.

Untersucht man ein grösseres Eiermaterial von *Sagartia*, so findet man hin und wieder einige Furchungsvariationen, welche völlig normale Larven liefern. In ein paar Fällen auf dem Höhepunkt der Fortpflanzungszeit betrugen die Abweichungen vom dominierenden Typus ca. 10 %. In Material, bei dem man Überreife der Eier zu befürchten hat, sind die Variationen indes bedeutend zahlreicher. Siehe Variation 2.

Fig. 30. *Sagartia troglodytes*. *A* befruchtetes Ei, Zygotenkern noch am animalen Pol; *B* Ei nach der ersten Kernteilung, *C* nach der zweiten Kernteilung, *D* 4-zelliges Stadium, *E* 16-zelliges Stadium, *F* 8 Tochterkerne in einem ungefurchten Ei, *G* Teilbild eines Eies, *H* und *I* freischwimmende Larven. Vitalfärbung. Brillantkresylblau. Weiteres im Text. Vergr. ca. 400 ×, *G* jedoch 900 ×.

Variation 1. In einigen beobachteten Fällen fand eine Durchfurchung des Eies schon nach der ersten Teilung des Zygotenkerns statt. Die Furchungsspindel steht dann wie bei dem dominierenden Furchungstypus in der Richtung der Eiachse, und diese erste Furche, die das Ei in zwei gleichgrosse Blastomeren teilt, ist deutlich äquatorial. Hierauf erfolgt Kernteilung in den beiden Blastomeren. Die nächste Plasmateilung wird indes unterdrückt, und in jedem Blastomer können nach einer weiteren Kernteilung vier Tochterkerne entstehen, bevor eine neue Blastomerenbildung stattfindet. Man bekommt hier also ein 2-zelliges Stadium und danach allmählich direkt ein Stadium mit 8 Blastomeren. Vgl. Text-



A *B*

Fig. 31. *Sagartia troglodytes*. *A* 2-zelliges Stadium. In jedem Blastomer zwei Furchungsspindeln. *B* Embryo mit ungleichzeitiger Furchung in den Blastomeren. Vergr. ca. 500 ×.

fig. 31 *A*. Die Furchungsspindeln der beiden Blastomeren, welche durch die äquatoriale Furche gebildet worden sind, liegen parallel zur Scheidewand. Die darauf folgenden Spindeln liegen rechtwinklig zu ihr. Wie Textfig. 31 *A* zeigt, enthält also jedes Blastomer zwei gut ausgebildete, parallel gestellte Spindeln. Nachdem die eintretende Plasmateilung zu 8 Blastomeren geführt hat, vollziehen sich die weiteren Teilungen normal, d. h. sie schliessen sich dem dominierenden Furchungstypus an.

Variation 2. Die erste Furchungsspindel liegt in normaler Weise in der Richtung der Eiachse, und Kernteilungen ohne folgende Plasmafurchung treten ebenso ein, wie es oben beim Haupttypus geschildert wurde. Vgl. Textfig. 30. Statt Blastomerenbildung in dem 4-kernigen Ei erfolgt eine weitere Teilung der vier Kerne. Sobald die acht Tochterkerne gut abgegrenzt sind, teilt sich das Ei rasch in acht Blastomeren. Bei diesem Prozess ist schwer zu entscheiden, welche Furchen zuerst auftreten. Die Entwicklung nach der Befruchtung dieser Eier, deren erste äusserlich sichtbare Furchung zu einem Embryo von 8 Zellen führt,

lässt sich gut an vitalgefärbtem Material verfolgen. Vgl. S. 171 und Textfig. 30 *F*. Diese auf das 8-Kern-Stadium verschobene Durchfurchung des Plasmas erwies sich während einer Fortpflanzungsperiode in der Hauptsache an überreife Eier gebunden. Die fortgesetzten Furchungen gleichen im wesentlichen denen vom Radiärtypus. Die aus diesen Eiern kommenden Larven zeigen ebenso grosse Lebenskraft wie die aus Eiern des Haupttypus hervorgegangenen.

Innerhalb dieser verschiedenen Furchungstypen tritt bei gewissen Eibeständen recht oft — wenngleich nicht so regelmässig wie bei *Pachycerianthus* — bei den 8-zelligen Stadien eine Verschiebung des einen Blastomerenquartetts um 45° im Verhältnis zum andern auf. Dies gilt auch für den dominierenden Furchungstypus. Ein 8-zelliges Stadium von sekundärem Spiralfurchungstypus (Pseudospiralfurchung) ist entstanden. Auch in der Folge findet hier eine sekundäre Spiralfurchung statt. Die Kernspindeln sind nämlich nicht spiralgestellt. Vgl. S. 203. Natürlich entstehen aus diesen Stadien normale Larven. Bei *Sagartia*, wo die Blastomeren niemals so gut voneinander getrennt sind, scheinen diese Blastomerenverschiebungen keine so grosse Rolle zu spielen wie z. B. bei *Pachycerianthus*. Vgl. S. 155.

Im allgemeinen sind die Furchungen bei den geschilderten Furchungstypen äqual. Jedoch können bei mehreren der genannten Furchungstypen als eine recht grosse Seltenheit inäquale Furchungen vorkommen. Vgl. unten über Inäqualität. Bei den Furchungsvariationen 1 und 2 kann hin und wieder ein deutliches Mikromerenquartett auf einem Makromerenquartett ruhen. Hier entstehen inäquale 8-zellige Stadien mit einem animalen Mikromerenquartett und einem vegetativen Makromerenquartett dadurch, dass die erste äquatoriale Furche näher an den animalen Pol verlegt wird. Besonders leicht lässt sich dies bei Furchungsvariation 1 konstatieren. Die Inäqualität bleibt jedoch nicht bestehen. Während der fortgesetzten Furchungen gleichen sich die Unterschiede in der Grösse der Blastomeren allmählich aus. Schon bei den 64-zelligen Stadien können die Blastomeren der verschiedenen Quartette nahezu gleich gross sein. Diese Ausgleichung kommt vor allem dadurch zustande, dass die Makromeren grössere Mengen Deutoplasma an die Furchungshöhle abgeben. Vgl. Taf. 12, Fig. 4.

Auch innerhalb des dominierenden Furchungstypus findet man bisweilen verschieden grosse Blastomeren. Recht oft bekommen normale, äqual gefurchte 4-zellige Stadien bei den weiteren Furchungen Blastomeren von ungleicher Grösse. Bei näherer Untersuchung dieser Stadien ergibt sich, dass die Inäqualität darauf beruht, dass die Kernteilungen nicht gleichzeitig erfolgen. Dieselben werden in verschiedenen Blasto-

meren mit ungleicher Schnelligkeit beendet (Taf. 12, Fig. 3). Die neue Teilungsfurche wird nicht angelegt, bevor die Furchungsspindel aufgelöst ist und die Teilkerne mit dem Zurücktreten der Chromatinschleifen den Charakter von Ruhekernen angenommen haben. Vgl. Textfig. 31 *B*. Dass die Durchfurchung erst eintritt, nachdem die Teilkerne Ruhecharakter erhalten haben, fanden wir übrigens auch bei den ersten Plasmafurchungen. Vgl. S. 180. So können einige Blastomeren auf der Oberfläche in zwei geteilt sein, während andere jede Spur von Furchen vermissen lassen. Diese Erscheinung, die übrigens auch bei anderen nahrungsreichen Eiern vorkommen kann, bedingt eine vorübergehende Inäqualität.

Je kleiner die Blastomeren durch fortgesetzte Furchungen werden und je mehr Deutoplasma sie dabei an das Blastocoel abgeben, um so leichter scheinen synchrone Kern- und Plasmateilungen zu erfolgen. Bei vielzelligen Blastulae, die aus solchen Stadien mit ungleichzeitiger Furchung hervorgegangen sind, findet sich kein Unterschied mehr in der Blastomerengrösse. Auch hier tritt also mit zunehmendem Blastomerenreichtum eine Ausgleichung zu gleichgrossen Blastomeren ein. Die weitere Entwicklung verläuft bei diesen Blastulae völlig normal.

Diese Ungleichmässigkeiten der Blastomerenbildung können bei gewissen Eibeständen recht gewöhnlich sein. Gleichartige Verhältnisse hat man auch früher gefunden, z. B. bei *Urticina* (Appellöf, 1900). Hier finden in dem befruchteten Ei wiederholte Kernteilungen statt, bis 16 Kerne in dem äusserlich ungefurchten Ei verstreut sind. Dann erst tritt die Blastomerenbildung ein. Appellöf schreibt hierzu (S. 11): »Es ist . . . keine Seltenheit, dass die Furchungssegmente, schon ehe die Durchfurchung des Eies stattgefunden hat, sich aufs Neue teilen.» Auch bei *Edwardsia* fand Wietrzykowski (1914, S. 789) in gewissen Fällen inäquale Furchungen. Er behauptet jedoch, dass äquale Furchungen gegenüber inäqualen dominieren.

Die Furchungen bei *Edwardsia beautempsii* haben im übrigen mehrere Züge mit den *Sagartia*-Furchungen gemeinsam. Die Übereinstimmungen hinsichtlich der Furchung sind jedenfalls bedeutend grösser zwischen *Sagartia troglodytes* und *Edwardsia beautempsii* als beispielsweise zwischen *Sagartia* einerseits und *Urticina* oder *Bolocera* andererseits.

So kann das 4-zellige Stadium bei *Edwardsia* das erste sein, welches nach der Befruchtung auftritt. Das 8-zellige Stadium hat gleichgrosse, radiär angeordnete Blastomeren. Auch andere Alternativen sind bei den 8-zelligen Stadien vertreten:

a) 8 gleichgrosse Blastomeren in Spirale.
b) 4 Makromeren und 4 Mikromeren in radiärer Anordnung.
c) 4 Makromeren und 4 Mikromeren in abwechselnden Kränzen.

Eine temporäre Ausgleichung der Teilungsfurchen (»refusionnement»), wobei ein Furchungsstadium wieder das äussere Aussehen des ungefurchten Eies annimmt, kommt oft bei *Edwardsia* vor. Gleichartige Erscheinungen habe ich bei *Sagartia* nicht beobachtet.

Bei *Edwardsia* scheint radiäre Anordnung der Blastomeren gegenüber Spiralstellung vorzuherrschen. Wietrzykowski konnte die Stellung der Furchungsspindeln nicht feststellen. Es dürfte jedoch zweifelhaft sein, ob hier wirklich echte Spiralfurchung vorliegt.

Die Durchfurchung scheint während der ersten Furchungen bei *Edwardsia* nicht vollständig zu sein. Eine zentrale ungeteilte Masse soll vorkommen. Bis zu einem Stadium mit 16 Blastomeren bleibt offensichtlich die Plasmaverbindung zwischen den Blastomeren und dem zentralen Plasmarest bestehen.

Bei *Sagartia troglodytes* ist dagegen die Durchfurchung des Eies bei den oben beschriebenen Furchungstypen ziemlich vollständig. Die Blastomeren grenzen sich gut gegeneinander und gegen das Zentrum ab, wo eine Furchungshöhle (Blastocoel) entsteht. Vgl. unten.

Während der Furchungen bis zur Blastulabildung bestehen gute Gelegenheiten, Mitosen in den Blastomeren zu beobachten. Deutliche Spindeln werden ausgebildet, wie Taf. 12, Fig. 5 und 6 zeigen. Taf. 12, Fig. 7 ist eine Teilvergrösserung (ca. 2000 ×) eines Blastomers mit Anaphase-Kern. Wie bei den ersten Durchfurchungen erfolgt Wandbildung bei den Teilungen der Blastomerenzellen erst, nachdem die Tochterkerne Ruhecharakter angenommen haben. In diploiden Zellen scheint sich die Chromosomenzahl bei *Sagartia troglodytes* um zehn zu halten.

Die Furchungen bei *Sagartia troglodytes* gehen trotz des Deutoplasmas sehr rasch vonstatten. Eine Stunde nach der Befruchtung sind die Furchungen im Gang. Die ersten Furchungen erfolgen mit ungefähr einer Viertelstunde Zwischenraum. Dann vollziehen sich die Furchungen bedeutend schneller. Über die Entwicklungsgeschwindigkeit sie ferner S. 214.

6. Blastula.

Die Blastula von *Sagartia* ist also eine Coeloblastula. Das Blastocoel ist anfangs niemals besonders geräumig (Taf. 12, Fig. 3). So gut wie immer findet sich Deutoplasmamaterial in der Furchungshöhle (Taf. 12, Fig. 3—5; Textfig. 31 *B*). Dieses Material ist schon bei 4-zelligen Stadien vorhanden und hängt bisweilen, jedoch seltener, mit einem oder mehreren Blastomeren zusammen. Es steht somit nichts im Wege, in diesen Ausnahmefällen das zentrale Plasma — hauptsächlich aus Eiweissdotter bestehend — als einen Furchungsrest aufzufassen.

Bei *Sagartia* ist das Normale bei dem dominierenden Furchungstypus

ohne Zweifel, dass die Durchfurchung total ist und dass sich eine enge Furchungshöhle schon nach den ersten Furchungen bildet. Dass man hier bald Material findet, beruht auf Abspaltung von Deutoplasma von den inneren Teilen der Blastomeren (Taf. 12, Fig. 4).

Eine grössere zentrale ungefurchte Masse hat Appellöf (1900) bei *Urticina* beschrieben. Er ist der Ansicht, dass man bei *Urticina* in diesem Stadium nicht von einer wirklichen Furchungshöhle sprechen kann, sondern gebraucht hier den Ausdruck »Pseudoblastocoel» (S. 12). Bei *Sagartia*, wo die Furchungshöhle bei jungen Stadien nur in geringem Grade mit Material gefüllt ist, kann man meines Erachtens von einer wirklichen Furchungshöhle reden. Auch in den Fällen, wo man bei den jüngsten Furchungsstadien einen kleineren ungefurchten Rest findet, oft nur in Verbindung mit vereinzelten Blastomeren, kann man von einer Furchungshöhle sprechen. Im übrigen teilt sich dieser Rest rasch in kleine Portionen, und es entsteht eine Furchungshöhle gleich der des dominierenden Furchungstypus mit körnigem Deutoplasmamaterial.

Bei älteren Stadien empfängt die Furchungshöhle weiteres Material von den inneren Teilen der Blastomeren. Während eines sehr grossen Teiles der Furchungen bis zur beginnenden Entodermbildung wird Material von den Blastomeren an die Furchungshöhle abgegeben. Gegen die letztere treten hierbei die Blastomerengrenzen, die während der frühesten Furchungsstadien scharf waren (Taf. 12, Fig. 3), immer weniger scharf hervor (Taf. 12, Fig. 4).

Das Material, welches abgegeben wird, ist, wie oben bemerkt, hauptsächlich Dotter und besitzt keine Kerne oder Kernfragmente. Trotz einer im einzelnen etwas verschiedenen Verteilung von Grundcytoplasma und Deutoplasma bei *Sagartia* und *Urticina* kann die Materialabgabe seitens der Blastomeren an die Furchungshöhle bei den beiden Typen gleichgestellt werden. Bei beiden handelt es sich um eine Abspaltung und einen Zerfall von Deutoplasma.

Bei *Sagartia* werden während dieses Teils der Entwicklung keine ganzen Zellen an die Furchungshöhle abgegeben. Findet man bei geschnittenem Material, dass eine oder die andere Zelle nach innen verschoben ist, so hat man mit Schnittartefakten zu rechnen. Dies wird durch Kontrolle an lebendem Material bestätigt. Faurot (1895) fand bei mehreren Aktinien, unter anderm *Adamsia palliata* das Blastocoel von einer kompakten Masse zellularen Ursprungs erfüllt. Aus seiner Darstellung geht nicht hervor, wie sich diese Masse gebildet hat.

Verschiedenes spricht dafür, dass der Inhalt des Blastocoels nutritive Funktion hat, so bei *Sagartia*, bei *Urticina* und bei vielen anderen Tieren ausserhalb der Coelenteraten. Auch Wietrzykowski (1914, S. 792) nimmt in seiner Untersuchung über die Entwicklung bei *Edwardsia* an, dass

der Inhalt des Blastocoels nutritive Funktion haben kann. Dagegen wird hier — wenn W. recht hat — das ernährende Material in anderer Weise gebildet.

Bei *Edwardsia* haben bei Stadien mit weniger als 16 Zellen die Blastomeren Verbindung mit einer zentralen Partie. Im 16-zelligen Stadium wird diese Verbindung abgebrochen und die zentrale Masse zersprengt. Die inneren Teile der Blastomeren geben eine Flüssigkeit an die Furchungshöhle ab. Über diese sagt W. (S. 791): ». . . le liquide en question est le produit d'exsudation des blastomères . . .». Wietrzykowski gibt weiter an, dass dieser Blastocoelinhalt intercellular ausgestossen wird. Eine solche intercellulare Auspressung von Material ist beispielsweise bei der Invagination nicht ungewöhnlich. Dagegen erscheint sie eigentümlich in einer Entwicklungsperiode, wo das Blastocoel immer weiter wird.

Offenbar stützt sich W. bei seiner Auffassung von der exkretorischen Natur des frühen Blastocoelinhalts darauf, dass derselbe das Blastocoel intercellular vor der Entodermbildung verlässt. Dass man bei jungen Stadien mit deutlich gestörter Entwicklung sieht, wie das Blastocoelmaterial die Furchungshöhle zwischen verschiedenen Blastomeren verlässt, erschwert es, in diesem Punkte W:s sonst gut begründete Behauptungen vorbehaltslos hinzunehmen. Vgl. die Angaben von Claus und Merejkowsky über interblastomere Poren bei Medusen (Metschnikoff, 1886, S. 52).

Indes fehlt es nach Wietrzykowski *Edwardsia* keineswegs an einer embryonalen Reservenahrung. Diese wird in einem späteren Stadium gebildet, wenn eine vielzellige Coeloblastula eine Tatsache ist. In das weite Blastocoel wandern Zellen mit Kernen von der Blastulawand aus (Wietrzykowski, 1914, Fig. 24). Die Kerne dieser Zellen zerfallen, und die Zellen bilden »la masse nutritive».

Diese Einwanderung von Blastomerenzellen bei einer vielzelligen Blastula hat anfangs eine gewisse Ähnlichkeit mit der Entodermbildung bei anderen Coelenteraten, z. B. Scyphozoa.

Bei *Sagartia troglodytes* kommt diese Einwanderung im allgemeinen nicht vor. Taf. 13, Fig. 1 scheint auf das Gegenteil hinzudeuten. Indes besteht das Material im Blastocoel hier hauptsächlich aus den abgeschnürten, noch nicht zersprengten inneren Teilen der Blastomeren. Möglicherweise stehen die von Gemmill (1920) angegebenen Faltenbildungen bei *Adamsia* mit einem gleichartigen Prozess in Zusammenhang.

Wir haben gesehen, wie während der Furchungen Deutoplasma von den inneren Teilen der Blastomeren abgespalten wird. Während der Furchung verändern sich die Blastomeren auch in anderen Beziehungen. In dem unbefruchteten *Sagartia*-Ei findet sich eine protoplasmatische

periphere Schicht, die in Übereinstimmung mit Appellöfs Terminologie in der *Urticina*-Untersuchung mit der Ektoplasmaschicht verglichen werden kann. Vgl. auch Wietrzykowski, 1914, S. 784. Diese Schicht gehört zu den äusseren Teilen der Blastomeren. Nach innen von ihr erfolgen gewöhnlich die Kernteilungen. Während der fortgesetzten Furchungen tritt bei lebendem Material diese Schicht nicht mehr so deutlich hervor wie im Ei und in den ersten Blastomeren. Mit den weiteren Furchungen und den damit einhergehenden Abschnürungen von Deutoplasma vom Innern der Furchungszellen bekommen die Blastomeren eine grössere strukturelle Einheitlichkeit.

Die Blastula ist — wie aus dem oben Gesagten hervorgeht — eine Coeloblastula. Die Blastodermzellen enthalten in ihren zugespitzten inneren Enden noch eine gewisse Menge Deutoplasma, in den äusseren liegen rundliche, von Cytoplasma umgebene Kerne. Im Blastocoel ist Deutoplasmamaterial von den Blastomeren verteilt. Die Blastula ist nicht bewimpert. Sie liegt wie das Ei auf dem Boden.

7. Entoderm- und Stomodaeumbildung.

Die Entodermbildung bei *Sagartia troglodytes* geschieht durch Invagination. Äusserlich verrät sich die letztere durch die Abplattung der Blastula. Vgl. Taf. 13, Fig. 2. Bevor die Invagination beginnt, verändern sich die Zellen an der Invaginationsstelle. Die im Invaginationsgebiet rasch eintretenden Zellteilungen resultieren in einer Ansammlung runder Zellen mit dichtem Plasma. Zu Beginn der Invagination wölbt sich ein Zellenpolster (*pe*) in das Blastocoel hinein. Dieses Polster senkt sich bei der Invagination immer tiefer in das Blastocoel. Von dem sich einstülpenden Material können sich deutlich Zellen freimachen, welche offensichtlich degenerieren. Jedenfalls nehmen sie nicht an der Bildung des definitiven Entoderms teil. Das Invaginationspolster oder die Urdarmplatte kommt allmählich mit dem der Invaginationsöffnung entgegengesetzten Pol in Berührung. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Embryonen mit ganz von Dotter erfülltem Blastocoel (*Pachycerianthus*, *Urticina*) wird in diesem medianen Gebiet zuerst der Kontakt zwischen invaginiertem Material und den inneren Enden der Ektodermzellen erreicht. Vgl. Taf. 13, Fig. 5. Allmählich erreicht das invaginierte Material auch lateral das Ektoderm. Das Entoderm tritt als Keimblatt hervor (Taf. 13, Fig. 7, *en*).

Die Entodermbildung bei *Sagartia* erscheint beim ersten Anblick geschnittenen Materials eigenartig. Entodermbildung durch Invagination ist zwar — im Gegensatz zu den Verhältnissen bei anderen Coelen-

teraten — bei mehreren Anthozoen bekannt, aber bei *Sagartia* weicht der Invaginationsverlauf von der normalen Invagination ab, und zwar so stark, dass man auf den ersten Blick geneigt ist zu glauben, dass hier eine unipolare Einwanderung vorliegt. Es handelt sich um Embryonen mit beginnender Entodermbildung. Es ist nicht ein stark zusammengehaltener, epithelartiger Zellenverband wie beispielsweise bei *Urticina* und *Pachycerianthus*, welcher bei *Sagartia* einsinkt und Kontakt mit dem Ektoderm bekommt, sondern eine ziemlich kompakte Zellengruppe, bei der die Zellgrenzen nicht immer deutlich wahrnehmbar sind (Taf. 13, Fig. 2).

Die Hauptmasse dieses Materials wird jedoch zusammengehalten und in das Blastocoel hineingeschoben. Die einzelnen Zellen, die sich von dem geschlossenen Teil des Invaginationsmaterials freimachen, haben nichts mit der Entodermbildung zu tun. Möglicherweise nehmen sie an der Bildung eines Nahrungsdotters teil. Taf. 13, Fig. 2, 3, 4, 5, 6 und 7 zeigen Photographien von Schnitten verschiedener Phasen der Entodermbildung. Fig. 5 und 6 stellen Entodermbildung bei diovogonischen Embryonen dar. Vgl. Einheits- und Doppelbildungen, S. 224.

Wietrzykowski (1914, S. 793) hat beschrieben, wie eine Einbuchtung der Blastulawand einer unipolaren Einwanderung vorhergehen kann. In W:s Material von *Edwardsia* zerfallen die eingewanderten Zellen und haben nach W. nutritive Funktion. Dieses unipolar eingewanderte Material nennt er primäres Entoderm und hält es für homolog mit den Entodermzellen bei Hydrozoa. Bei *Edwardsia* liefert die auf die Einwanderung folgende Invagination sog. sekundäres Entoderm. Dieses ist bei *Edwardsia* später das fungierende Entoderm. Dasselbe stammt aus der Entodermplatte (»la plaque endodermique»). Die Entodermplatte von *Edwardsia* hat grosse Ähnlichkeit mit dem Invaginationsmaterial bei *Sagartia*. Bei beiden entsteht hieraus ohne Zweifel das definitive Entoderm. Dagegen scheint mir die Bildung des primären Entoderms bei *Edwardsia* kein volles Gegenstück bei *Sagartia* zu haben. Vgl. Keimblattbildung, S. 204.

Bevor noch das Invaginationsmaterial als einheitliches Keimblatt angeordnet ist und festen Kontakt mit dem Aboralpol erreicht hat, wird das Ektoderm oral eingebogen. Dieser Vorgang erscheint anfangs wie eine fortgesetzte Invagination. Wenn sich die Entodermplatte tiefer in das Blastocoel einsenkt und es teilweise verdrängt, folgt an dem weiten Blastoporusrand das aus gut begrenzten Zylinderzellen bestehende Ektoderm mit (Taf. 13, Fig. 6). Dieser oral weite und runde Ektodermtrichter wird zum Stomodaeum (Taf. 13, Fig. 7). Die Ektodermzellen behalten ihre schmale Zylinderform bei. Differenzierungen in Form von

Nematocystenbildung erfolgen in dem stomodaealen Ektoderm so gut wie unmittelbar nach der Umbiegung.

Während der ganzen Stomodaeumbildung besteht eine sehr deutliche Grenze zwischen dem Entoderm- und dem Stomodaeummaterial (Taf. 13, Fig. 6). Der weite Blastoporus ist nur kurze Zeit von aussen sichtbar. Er senkt sich bald ein, und die definitive Mundöffnung bildet sich aus der Aussenpartie des ektodermalen Stomodaeumtrichters. Die definitive Mundöffnung ist folglich anfangs weit und kreisrund. Allmählich wird sie immer enger und nimmt schliesslich die Form eines schmalen Spalts an.

Was hier vor allem in Erstaunen setzt, ist die frühe Anlegung des Stomodaeums. Das Ektodermrohr entwickelt sich hier im unmittelbaren Anschluss an die stattfindende Entodermbildung. Etwas derartiges kommt bei den untersuchten Ceriantharien niemals vor. Hier sind die Invagination des Entoderms und die Stomodaeumbildung zwei zeitlich scharf getrennte Vorgänge. Daher kann auch der Blastoporus den Charakter einer rundlichen oder sogar länglichen, engen Öffnung erhalten, bevor sich die Ränder umzubiegen beginnen und die Stomodaeumbildung ihren Anfang nimmt.

Bei den Aktinien scheint diese frühe Stomodaeumbildung kein allgemeiner Entwicklungszug zu sein. Aus der Entwicklung bei *Urticina* (Appellöf, 1900, S. 38) geht hervor, dass das Stomodaeum erst nach vollständigem Abschluss der Entodermbildung angelegt wird. Die Verhältnisse bei *Urticina* erinnern recht stark an die, denen wir bei *Pachycerianthus* begegnet sind. In diesem Punkt scheinen auch gewisse Ähnlichkeiten mit der Entwicklung bei *Bolocera tuediae* (Johnst.) zu bestehen (Gemmill, 1921).

Sowohl die hier erwähnten Aktinien — *Urticina* und *Bolocera* — als auch *Pachycerianthus* haben alle ungemein deutoplasmareiche Eier. Wenden wir uns dagegen den Aktinien mit kleineren und nahrungsärmeren Eiern zu, so finden wir unter ihnen einen deutlichen Parallelfall zu der Stomodaeumbildung bei *Sagartia troglodytes*, und zwar bei *Edwardsia beautempsii*. Ein Bild der Stomodaeumbildung bei Wietrzykowski (1914, Fig. 29) zeigt weitgehende Übereinstimmungen mit den Verhältnissen bei *Sagartia*. Hier ist jedenfalls etwas deutlich, nämlich, dass Stomodaeummaterial einwächst, wenn das Entoderm noch bei weitem nicht seine definitive Ausformung bei der Larve erlangt hat. Vgl. auch *Adamsia* (Gemmill, 1920, S. 357).

8. Larve.

Nach der Entodermbildung treten die ersten Cilien auf. Das runde, gastrulaartige Aussehen der *Sagartia*-Larve ist infolge der raschen Stomo-

daeumbildung und einer damit verbundenen Streckung nur von kurzer Dauer. Überhaupt verläuft die Entwicklung bei *Sagartia* ungewöhnlich rasch. Bei normalem Entwicklungsrhytmus schwimmt die *Sagartia*-Larve schon ca. 15 Stunden nach der Befruchtung des Eies vom Boden fort. Vgl. Cynthia (Styela) 8—12 Stunden; siehe J. Runnström, 1941. Über Temperatur und Entwicklung vgl. S. 214. Nach 1—2 Tagen hat ein merkbares Längenwachstum stattgefunden, und die Larve bekommt nun das Aussehen einer Planula-Larve. Vgl. Textfig. 30. Am Aboralpol der langgestreckten Planula treten einige stark verlängerte Cilien auf. Diese

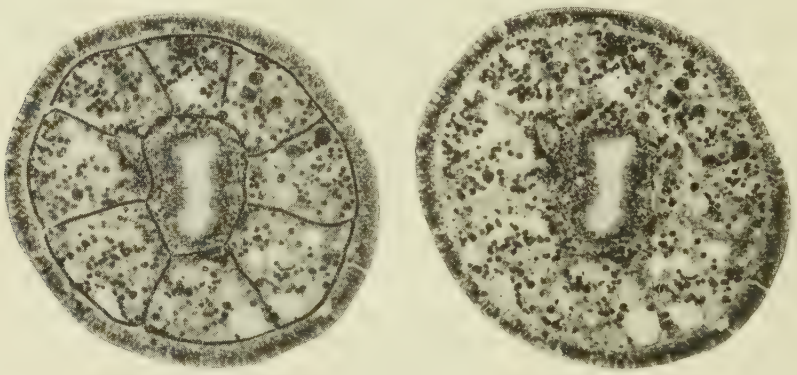


Fig. 32. *Sagartia troglodytes*. Querschnitt durch eine freischwimmende Larve gleich vor der Festsetzung. *Edwardsia*-Stadium. Ca. 300 ×.

Cilien sind apikal dicht aneinander gedrückt und erscheinen bei flüchtiger Betrachtung wie eine einzige kräftige Geissel. Die Larve schwimmt nun ausschliesslich mit dem Aboralpol voran — die typische Bewegungsart der Planula. Während des Umherschwimmens biegen sich die verlängerten Cilien als eine Einheit bald nach der einen, bald nach der anderen Seite. Die schwimmenden Larven verändern sehr rasch ihre Bewegungsrichtung. Bei diesen schnellen Richtungsänderungen scheinen die Schläge des Wimpernbüschels mitwirken zu können.

Die Planula von *Sagartia troglodytes* gleicht der Planula anderer *Sagartia*-Arten und der der Gattung *Metridium* durch das aborale Wimpernbüschel. Ein gleichartiges Wimpernbüschel soll auch *Actinia equina* besitzen (Appellöf, 1900). Über den aboralen Nervenplexus siehe u. a. Appellöf, 1900, S. 84 und Gemmill, 1920.

Die Planula bekommt bald Kontraktionsvermögen. Dieses tritt sogar schon ein, bevor es möglich ist, an geschnittenem Material das Vorhandensein kontraktiler Elemente bei den jungen Larven nachzuweisen. Eine Stützlamelle ist jetzt ausgebildet. Im Ektoderm werden Drüsenzellen angelegt. Ebenso bilden sich während des freischwimmenden Stadiums Nematocysten.

Im Gegensatz zur *Pachycerianthus*-Larve erfolgt bei der Larve von *Sagartia troglodytes* die Anlegung der Septen während der Tage, in denen die Larve frei schwimmt. Fast gleichzeitig werden die ersten Mesenterien — insgesamt 8 — angelegt. Da das planktonische Stadium nach 5—7 Tagen abgeschlossen ist, können die Larven also schon zu dem sog. *Edwardsia*-Stadium gerechnet werden. Vgl. Textfig. 32.

Nach der Festsetzung scheint über das hinaus, was von anderen Aktinien bekannt ist, nichts besondere Behandlung zu erfordern. Vgl. die Arbeiten von Appellöf, Carlgren, Gemmill u. a.

9. Zusammenfassung der wichtigsten Resultate. Sagartia troglodytes.

1. Die Fortpflanzung tritt bei *Sagartia troglodytes* im Gebiet des Gullmarfjords Anfang August bei einer Temperatur von ungefähr 15° ein.

2. Die Abgabe reifer Geschlechtsprodukte wird mit Spermienabgabe des Männchens eingeleitet. Weibchen wandern zu einem spermienabgebenden Männchen, und von den Fußscheiben der Tiere wird eine temporäre Verbindungskammer gebildet. In dieser Kammer werden Eier abgelegt. Nach einiger Zeit wandern die Weibchen ein Stück von den Männchen fort. Dabei werden auch Eier durch Poren in der Fußscheibe abgegeben.

3. Die Eier sinken auf den Boden. Sie haben einen Durchmesser von 0,09 mm und einen Bau, der recht gut mit dem bekannter Aktinieneier, z. B. denen von *Edwardsia* und *Bolocera*, übereinstimmt. Die Reduktionsteilung der Eier geschieht ausserhalb der Mesenterien, entweder im Gastrocoel oder ausserhalb desselben. Die Reduktionsteilung ist eine normale Mitose, und die Richtungskörper lösen sich unmittelbar nach ihrer Bildung ab. Die Reduktionsteilung ist abgeschlossen, bevor das Spermium eingedrungen ist.

4. Die Spermien sind von Nematospermientypus. Sie greifen die ganze Eiperipherie an. In beobachteten Fällen erfolgte das Eindringen in der animalen Hälfte des Eies. Eine Befruchtungsmembran ist gewöhnlich nachweisbar.

5. Die Befruchtung scheint also in der Nähe des animalen Poles stattzufinden. Durch Vitalfärbungen mit Brillantkresylblau kann man nachweisen, dass der Zygotenkern vom animalen Pol nach dem Zentrum des Eies wandert, wo die erste Teilung des Zygotenkernes erfolgt. Die ersten Tochterkerne liegen in der Richtung der Eiachse. Nach einer halben Stunde haben sich diese ersten Tochterkerne von neuem geteilt,

und das Ei enthält jetzt vier Kerne von Ruhecharakter. Nun tritt die erste Plasmafurchung ein, welche vier gleichgrosse Blastomeren liefert. Die fortgesetzten Furchungen sind ebenfalls total und äqual, mit radiär angeordneten Blastomeren. Auch Spiralstellung der Blastomeren kommt vor.

6. Die Blastula ist ein Coeloblastula. Durch Invagination einer Platte, bestehend aus runden, undifferenzierten Zellen, wird das Entoderm gebildet. 15 Stunden nach Befruchtung des Eies schwimmt die Gastrula vom Boden fort. Bevor noch die Urdarmplatte das innere Keimblatt als eine zusammenhängende Schicht gebildet hat, beginnt die Stomodaeumbildung.

7. Die Gastrula nimmt während ihres freien Umherschwimmens bald eine langgestreckte Form an, und die Larve bekommt das charakteristische Aussehen der Aktinienplanula. Aboral tritt ein Wimpernbüschel auf. Fast gleichzeitig werden Mesenterien angelegt, insgesamt 8 Stück. Die schwimmende Larve besitzt also schon eine Organisation, die mit dem sog. *Edwardsia*-Stadium übereinstimmt. Nach 5—7 Tagen erfolgt die Festsetzung.

ALLGEMEINER TEIL

I. Vergleichende Übersicht über einige Abschnitte der Vorentwicklung und der Ontogenese der hier behandelten und nahestehender Formen.

Die folgende Übersicht gibt die Verhältnisse bei den im Speziellen Teil behandelten Arten sowie einigen nahestehenden bekannten Typen an. Hierbei müssen natürlich streng systematische Grenzen überschritten werden. Fortpflanzungsbiologische Verhältnisse entsprechen nicht immer systematischen Abgrenzungen. Die Kombination Ceriantharien-Aktinien, mit der aus praktischen Gründen bei dieser Untersuchung gearbeitet wird, hat indes nicht nur eine gewisse fortpflanzungsbiologische Berechtigung, sondern auch eine starke systematische Stütze.

1. Geschlechtszellen.

Ursprung und Anlegung. Da Keimbahnen oder sog. Differentialmitosen bisher bei Ceriantharien oder Aktinien nicht beobachtet worden sind, hat sich die Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen hauptsächlich um den Anteil der verschiedenen Keimblätter an der Geschlechtszellenanlegung gedreht. Über den Ursprung der Eizellen bestehen zwei verschiedene Ansichten. Die Brüder O. und R. Hertwig (1879) nehmen an, dass junge Eizellen ursprünglich dem entodermalen Epithel angehören, später aber von der Stützlamelle oder Fortsätzen derselben eingeschlossen werden. Die andere Auffassung vertritt von Heider in einer Arbeit aus demselben Jahr wie die der Brüder Hertwig. Nach von Heider stammen die Geschlechtszellen von der Mesogloea. Sowohl Eier als Hodenfollikel entstehen nach ihm in der Stützlamelle aus den dort befindlichen amöboiden Zellen und gelangen erst später in das Entoderm.

O. und R. Hertwig haben anatomisch vorzugsweise Aktinien untersucht. Ihre Ansicht vom entodermalen Ursprung der Eizellen kann indes auch auf die Ceriantharien Anwendung finden, wo sie bei *Cerianthus membranaceus* und *Cerianthus solitarius* (Rapp) gleichartige Verhältnisse wie bei den Aktinien fanden. Die Brüder Hertwig beschränken sich

nicht auf die Feststellung, dass die Geschlechtszellen im Entoderm liegen, sondern sind wegen des Vorhandenseins eines Eistiels (»Fadenapparat«, siehe unten) der Ansicht, dass die Eizelle anfangs als eine Epithelzelle aufgefasst werden muss, deren unterer Teil kräftig anschwillt. Dies gilt für die Aktinien (*Sagartia*). Bei den untersuchten Ceriantharien fanden die genannten Autoren keine solchen Verbindungen zwischen den wachsenden Oocyten und dem Epithelrand.

Wie aus der Behandlung der einzelnen Arten hervorgeht, besteht bei *Cerianthus lloydii* ein Verbindungsstrang zwischen jungen Oocyten und der Oberfläche des entodermalen Epithels. Bei *Pachycerianthus* fehlen dagegen derartige Verbindungen. Wahrscheinlich ist bei *Cerianthus lloydii* der Verbindungsstrang im späteren Teil der Wachstumsperiode wenigstens kein oberer Teil einer eingesenkten Epithelzelle. Möglicherweise kann man annehmen, dass die kurze, zugespitzte Verlängerung, welche die jungen Oocyten bisweilen besitzen, zum oberen Teil der eingesenkten Geschlechtszelle gehört. Diese Verbindungsstränge, deren Natur recht stark zu wechseln scheint, können kaum entscheidend für die Auffassung der Geschlechtszellen als entodermaler Zellen sein. Bei den Hodenfollikeln fehlt in sämtlichen Fällen jede Spur von Verbindungssträngen.

Abgesehen von diesen Strängen zeigt eine Untersuchung der Mesenterien von *Cerianthus lloydii* und *Pachycerianthus*, dass Zellen, die in Form und Struktur jungen Entodermzellen gleichen, in die Stützlamelle einwandern. Im Kontakt mit dieser entwickeln sich die eingewanderten Zellen zu Oocyten oder Hodenfollikeln. Zur Ausbildung eines Hodenfollikels ist Einwanderung einer Gruppe solcher Zellen erforderlich. Ein morphologischer Unterschied zwischen den eingewanderten Zellen, bevor sie die Stützlamelle erreicht haben, ist gewöhnlich nicht zu beobachten.

Bei den Ceriantharien kann diese Einwanderung in grossen Partien der fertilen Mesenterien stattfinden. Bei *Cerianthus* erfolgt sie einmal im Jahre — im Sommer —, bei *Pachycerianthus* in den meisten Monaten des Jahres.

Bei den beiden schwedischen Ceriantharien konnte ich nichts finden, was für von Heiders Ansicht spricht, dass die Zellenelemente der Stützlamelle als Urgeschlechtszellen zu betrachten sind. Im Gegenteil bin ich der Ansicht, dass die Verhältnisse bei *Pachycerianthus* so zu deuten sind, dass die Mittellamelle der Mesenterien Zellenelemente vom Entoderm im Zusammenhang mit der Anlegung von Geschlechtszellen empfängt. Die Stützlamelle in den Mesenterien der Larven besitzt nämlich keine solchen Zellen. Eher sind diese spärlichen Zellen in der Lamelle älterer Tiere abortive Geschlechtszellen. Bei *Pachycerianthus* scheinen diejenigen der eingewanderten Zellen, welche sich selbst nicht weiterentwickeln, als Nährzellen fungieren zu können.

Wachstum und Dotterbildung. Bei den Aktinien besteht das Mesenteriumentoderm aus zylinderförmigen Zellen. Junge Ceriantharien haben Entodermzellen von demselben Typus, aber u. a. durch Öleinlagerung in den Entodermzellen verändern sich diese stark. Unter anderm schwellen die Zellen an, und die Kerne rücken gewöhnlich nach dem Epithelrand. Nach Schneiden und Behandlung in Alkohol kann man nicht mehr feststellen, wo die Grenzen der einzelnen Zellen verlaufen. Zur Entstehung des lockeren Netzwerks, das auf Photographien von geschnittenem Material hervortritt (Taf. 1), tragen dünne Fortsätze der Stützlamelle bei. In dieser Beziehung herrschen bei *Cerianthus* und *Pachycerianthus* gleichartige Verhältnisse.

Bei *Sagartia* und den beiden Cerianthariен finden sich nach der Keimzelleneinwanderung sowohl die werdenden Oocyten als die Hodenfollikel an der Stützlamelle, wo sie teilweise von Fortsätzen der Lamelle umgeben sind. Die Oocyten bekommen das charakteristische angeschwollene Keimbläschen. In den jungen Hodenfollikeln erfolgen Zellteilungen.

In den wachsenden Oocyten nehmen die Kerne bald exzentrische Lage ein und buchten sich auch gegen das Epithel aus. Im Keimbläschen findet sich nun bei sämtlichen Oocyten ein dichter Nucleolus. Selten kommt mehr als ein Nucleolus vor.

Die umfangreiche Materialaufspeicherung im Cytoplasma der Oocyten tritt jetzt in den Vordergrund. Es ist höchst wahrscheinlich, dass da, wo Verbindungsstränge zwischen Oocyte und Epithelrand vorhanden sind, diese im Dienst der Nahrungsbeförderung stehen. Die Fadenstruktur, die man im Plasma der Stränge bemerken kann, ist von O. und R. Hertwig bei Aktinien beschrieben und als ein Kriterium dafür angesehen worden, dass Materialtransport zwischen dem Epithelrand und der Oocyte stattfindet. Für den Verbindungsstrang gebrauchen sie auch den Ausdruck »Fadenapparat«. Vgl. S. 102. Wo der Verbindungsstrang die Oocyte erreicht, liegt ihr Kern. Man hat behauptet, dass da, wo der Kern an der Oocytenperipherie liegt, Nahrung aufgenommen wird. Vgl. Korschelt-Heider, 1936, S. 18. Damit ist nicht gesagt, dass Nahrung nur in dem begrenzten Gebiet aufgenommen werden kann, wo der Kern die Oocytenperipherie erreicht. In den Fällen, wo das Wachstum mit Hilfe vieler Nährzellen geschieht, würden rasche Lageveränderungen des Kerns erforderlich sein. Tatsachen, die beispielsweise bei *Sepia officinalis*, *Ciona intestinalis* und *Sycandra raphanus* bekannt sind, zeigen übrigens, dass die Lage des Kerns während der Nahrungszufuhr sehr wohl zentral sein kann. Man darf sich wohl auch nicht auf das Vorhandensein eines Verbindungsstranges und auf die Lage des Kernes in unmittelbarer Nähe dieses Stranges versteifen. Es ist wahrscheinlich, dass

beispielsweise bei *Cerianthus* trotz des Bestehens einer Verbindung zwischen der wachsenden Oocyte und dem Epithel Material auch von umgebenden Entodermzellen erhalten werden kann. Bei *Pachycerianthus* mit seinen grossen Eiern, die reich an Dotter sind, aber keine Verbindungsstränge mit dem Mesenteriumrand besitzen, liegt es nahe, die umgebenden Entodermzellen als Nahrungslieferanten aufzufassen. Indes scheinen bei *Pachycerianthus* plasmareiche Zellen — abortive Eizellen — als Nährzellen dienen zu können, obgleich sie keine Spuren in Gestalt von sog. »pseudo-cells« in der Eizelle zu hinterlassen brauchen. Vgl. S. 145.

Der Weg des Materials in die wachsenden Oocyten hinein kann hier und in anderer Coelenteratenliteratur als ungenügend geklärt erscheinen. Noch unklarer und widerspruchsvoller ist die Literatur, wenn die Anlegung der Dotterkörner in der Oocyte zur Sprache kommt. Dies scheint auch für Nicht-Coelenteraten zu gelten.

In dem hier behandelten Material hat das Oocytenvolumen stark zugenommen, bevor deutliche Eiweissdotterkörner aufzutreten begannen. Am besten konnte die sukzessive Füllung der Oocyte mit Dotterkörnern bei *Pachycerianthus* wahrgenommen werden. Vgl. Taf. 1, Fig. 7; Textfig. 16. Hier treten die Dotterkörner am frühesten in der Nähe des Kerns auf, der zu dieser Zeit nicht notwendig exzentrisch liegt, sondern zentrale oder fast zentrale Lage haben kann. Kleine Granulae liegen dicht zusammen in sichel- oder ringförmiger Anordnung ausserhalb des Kernes. Sie werden unter anderm von Pikrofuchsin gefärbt. Aus diesen Granulae bilden sich die Dotterkörner. Während der fortgesetzten Dotterbildung werden die Körner grösser und vor allem zahlreicher. Das Cytoplasma hat zu dieser Zeit überwiegend pilzartige Struktur. Die Dotterkörner rücken nach der Oocytenperipherie und füllen die Oocyte unter Verdrängung des Grundcytoplasmas immer mehr aus. Das Studium von lebendem Material und Schnitten zeigt deutlich, dass die Dotterkörner im Plasma am frühesten in einer dichten perinucleären Zone auftreten.

Schaxel (1910, 1912) fand bei Medusen (z. B. *Pelagia*), dass die Dotterbildung peripher beginnt und in zentripetaler Richtung fortschreitet. Der Dotterkornbildung geht nach ihm eine Chromatinemission vorher (auch bei Echinodermen, Ascidien u. a.). Dieses Material verbreitet sich ziemlich gleichmässig im Cytoplasma. Aus diesen »Chromidien« entstehen nach Schaxel die Dotterkörner. Sie gehen aus »Dotterspuren« hervor, die sich vorher in den Chromatininseln im Plasma gebildet haben. In dem reifen Ei liegt Dottermaterial von mehr oder minder runder Form und dazwischen die nun stark kondensierten Chromatinreste (Schaxel, 1910, S. 181).

Zahlreiche Autoren (Jörgensen, 1910; Hegner, 1915; Lubosch, 1914;

Moroff, 1909) glauben bei verschiedenen Typen eine Auswanderung von Chromatin in das Cytoplasma konstatiert zu haben. Einige nehmen ebenso wie Schaxel an, dass das Chromatin, welches an das Cytoplasma abgegeben wird, die Dotterbildung einleitet. Dies tut z. B. Kükenthal (1919) in einem Aufsatz über die Eireifung bei Gorgonarien. An Widerstand und Skepsis gegen diese »Chromidialtheorie« hat es nicht gefehlt. Hier sei für die Coelenteraten an Tsukaguchis Untersuchungen (1914) am *Aurelia*-Ei erinnert. Robert Müller vertritt in einer Arbeit (1910) über die Eireifung bei Alcyonarien die Ansicht, dass das Dottermaterial in gelöstem Zustand aus einem umgebenden Follikelepithel in das Ei einwandert und dort zu den Dotterkörnern des Eies wird.

Die Literatur gibt viele Belege dafür, wie schwierig es ist, zu sicheren Resultaten hinsichtlich der Chromatinemission zu gelangen. Die Möglichkeiten, eine Vorstellung von dem Materialaustausch zwischen Kern und Cytoplasma lediglich auf cytologischem Wege an fixierten und gefärbten Schnitten zu gewinnen, sind sicher unzulänglich. Vgl. Caspersson, 1937.

Die Methoden, die hier bei dem Cerianthariенmaterial angewandt wurden, gestatten es nicht, sich für oder gegen eine eventuelle Chromatinemission zu entscheiden. Dass die Frage einer eventuellen Chromatinemission hier überhaupt erörtert wird, hat seinen Grund darin, dass bei *Pachycerianthus* zur Zeit der Deutoplasmabildung eine Anzahl stark färbbarer Elemente im Cytoplasma auftreten. Im Zusammenhang mit der Dotterkornbildung erscheinen nämlich in und um die perinucleäre Zone kurze Spiralen, welche kräftig von Eisenhämatoxylin gefärbt werden (Taf. 9, Fig. 1). Diese sind zuerst in der Nähe der Kernmembran zu bemerken, und die Frage nach ihrer Genese drängt sich natürlich auf. Was diese Gebilde auch sein mögen — Chromidien, Differenzierungen des Cytoplasmas oder etwas anderes — so ist doch soviel klar, dass sie nicht selbst in Dotterkörner verwandelt werden. Wenn das Deutoplasma seine endgültige Ausformung erhalten hat und die Dotterkörner in die Peripherie der fertigen Oocyte hineinreichen, liegen die kurzen Spiralen sowohl bei lebendem als bei geschnittenem Material im Grundcytoplasma zwischen den Dotterkörnern. Während der fortgesetzten Dotterkornbildung haben also auch diese Differenzierungen an Anzahl zugenommen. Wenn die Furchungen in Gang gekommen sind, treten sie indes nicht mehr hervor.

Wenn man Schaxels Anschauung zugrunde legt, hätte man vermutlich anzunehmen, dass die spiralförmigen Differenzierungen etwas mit einer Chromatinemission zu tun haben. Dass sie sich nach abgeschlossener Dotterkornbildung in grosser Anzahl im Ei finden, würde kein Hindernis sein. Schaxel spricht davon (S. 181), dass in reifen Eiern

zwischen dem Dottermaterial stark kondensierte Chromatinreste angetroffen werden (»das intervitelline Chromatin»).

Die während der Dotterkornbildung auftretenden spiralförmigen Differenzierungen konnte ich nur bei *Pachycerianthus* beobachten. Im übrigen erfolgt die Bildung des Deutoplasmas und seine Verteilung ebenso wie bei *Cerianthus*.

Bei *Pachycerianthus* und *Cerianthus* hat das Deutoplasma infolge seines Ölgehalts eine lockere Konsistenz, im Gegensatz zu *Sagartia*, wo es bedeutend dichter und fester ist. Die Eier von *Sagartia* sind auch schwerer und sinken im Meerwasser, während die Ceriantharieneier schweben.

Reifung. Die Wachstumsperiode der Oocyte ist vor allem durch die Aufspeicherung von Nahrung im Cytoplasma gekennzeichnet. Veränderungen im Kern treten dabei weniger hervor. Erst wenn die Dotterbildung beendet ist, treten Kernveränderungen in den Vordergrund. Die Reifungsperiode mit ihren Reifungsteilungen beginnt.

Bei dem hier behandelten Material erfolgen Reifungsteilungen und die Abschnürung von Richtungskörpern, wenn die Oocyten die Mesenterien verlassen haben. Während die Oocyten noch in den Mesenterien liegen, beginnt die Kernmembran sich aufzulösen. Die Nukleolen sind stark vakuolisiert (Taf. 3, Fig. 5 und 6). Das Keimbläschen hat in der Oocyte eine periphere Lage. An derselben Stelle treten auch die Richtungsspindeln auf. Hier liegt also der Kern schon an seiner Stelle, und Wanderungen des Kernes für die Reduktionsteilung brauchen wie bei vielen anderen dotterreichen Eiern nicht stattzufinden. Die Reduktionsteilung erfolgt schon im Gastrocoel oder unmittelbar nachdem die Eier dieses verlassen haben. Eine nähere Beschreibung der Bildung von Richtungskörpern ist im Speziellen Teil auf S. 104 für *Cerianthus lloydii* gegeben worden (Taf. 3, Fig. 3 und 4).

Reduktionsteilung ist bisher bei den Ceriantharien nicht beobachtet worden. Dasselbe gilt für die Aktinien. Appellöf schreibt in »Studien über Actinien-Entwicklung (1900, S. 9): »Unter den vielen Hunderten von *Urticina*-Eiern, die ich sowohl gleich nach dem Ausstossen wie auch während ihrer späteren Entwicklung durchgemustert habe, habe ich nie die Bildung der Richtungskörperchen beobachtet.« Vorher hatte Mc'Murrich bei *Metridium marginatum* vergebens nach Richtungskörpern gesucht. Er spricht (1891) die Vermutung aus, dass die Richtungskörper bei *Metridium* gebildet werden, bevor das Ei das Gastrocoel verlässt. Auch Wietrzykowski (1914, *Edwardsia*) und Gemmill (1920, *Metridium* und *Adamsia*) behandeln in ihren Arbeiten die Reifungsteilungen nicht.

Bei *Sagartia troglodytes* vollzieht sich die Reduktion wie bei *Cerianthus* schon im Gastrocoel oder unmittelbar ausserhalb desselben. Die Richtungskörper lösen sich gleich nach ihrer Bildung von der Eiperipherie ab. Deshalb sind die Möglichkeiten zu Einzelstudien an fixiertem und geschnittenem Material beschränkt. Vgl. Taf. 12, Fig. 2.

Die Schwierigkeiten, die Richtungskörper zu beobachten, hängen hier vermutlich damit zusammen, dass sie ganz von der Eimembran abgeschnürt werden. Eine schützende Membran wie bei mehreren anderen marinen Evertebraten ist nicht vorhanden. Vgl. Gastropoden und Anneliden. Da die Reduktion der Befruchtung vorhergeht, kann die Befruchtungsmembran nicht dazu beitragen, die Richtungskörper zurückzuhalten.

Möglicherweise herrschen gleichartige Verhältnisse bei anderen Coelenteraten, da man auch in der neueren Literatur über andere Coelenteraten als Aktinien und Ceriantharien vergebens nach Angaben über die Reduktionsteilung sucht (Roule, 1932; Berg, 1941).

Bei der Besprechung von *Cerianthus* (S. 106) hat sich ergeben, dass die Reduktionsteilung dort eine mitotische Teilung ist, obgleich das Ei reich an Deutoplasma ist. Mitotische Reduktionsteilung in nahrungsreichen Coelenterateneiern ist wahrscheinlich gewöhnlicher, als aus der Literatur hervorgeht. In dieser Annahme wird man bestärkt, wenn man sieht, wie ungenügende Beobachtungen über den Verlauf der Reduktion zu mangelhaft begründeten Annahmen und Behauptungen geführt haben. Ein paar Beispiele seien erwähnt. Hill (1906) gibt an, dass bei der Eireifung bei *Alcyonium digitatum* Polkörper auf amitotischem Wege gebildet werden. Die Richtungskörper verlassen dagegen das Ei nicht. Sie liegen einige Zeit zwischen dem reduzierten Eikern und der Eimembran nahe der Peripherie des Eies und lösen sich nach Hill allmählich auf. Es besteht keine Gewähr dafür, dass das, was Hill gesehen hat, der normale Verlauf der Reduktion ist. Die Eier gingen nämlich unbefruchtet zugrunde und sanken auf den Boden.

Auch Moser (1919) ist der Ansicht, dass bei den Alcyonarien die Chromatinreduktion im Ei amitotisch geschieht, ... durch Vernichtung eines Teils des Idiochromatins ...« (S. 161). Er hat indes in keinem Fall Auswanderung von Chromatinsubstanz aus dem Kern beobachtet.

Es erscheint mir notwendig, Angaben über amitotische Reduktionsteilung bei Coelenteraten mit einer gewissen Vorsicht aufzunehmen. In den angeführten Beispielen liegen keine bindenden Beweise für Amitose vor.

Die Bildung von Richtungskörpern bei Scyphomedusen ist von u. a. Claus (1883), Metschnikoff (1886), Hargitt (1910) und Schaxel (1910) beschrieben worden. Der letztgenannte beobachtete mitotische Reduk-

tionsteilung bei *Pelagia noctiluca*. Die Richtungskörper liegen bei *Pelagia* noch unter der Eimembran. Schaxel nimmt an, dass sie allmählich vom Ei resorbiert werden. Bei *Aurelia aurita* haben sie dieselbe Lage unter der Eimembran, aber hier bleiben sie während der Furchungen bestehen (Claus, 1883; Hargitt, 1910). Die Zurückhaltung der Richtungskörper unter einer schützenden Membran scheint also in einigen Fällen bei Medusen eine wohlbegründete Tatsache zu sein.

Dass die Bildung von Richtungskörpern bei vielen Coelenteraten unbekannt ist, kann einfach darauf beruhen, dass die Richtungskörper, im Gegensatz zu den angeführten Beispielen bei den Medusen, aber in Übereinstimmung mit unseren Feststellungen bei *Cerianthus* und *Sagartia*, ganz von der Eimembran abgeschnürt werden und sich deshalb sehr rasch von der Eioberfläche ablösen. Vgl. auch Metschnikoff, 1886, S. 28.

Über die Spermienreifung siehe die Spermiogenese bei den einzelnen Arten.

2. Furchungen.

Eine einheitliche, für die Mehrzahl der Coelenteraten typische Furchungsart des Eies gibt es nicht. Bei vielen Coelenteraten sind die Furchungen total, bei andern superfizial. Innerhalb jedes dieser beiden Typen kommen viele Variationen vor. Wie bei anderen Gruppen hat man bei den Coelenteraten im allgemeinen den totalen und äqualen Furchungstypus als charakteristisch für nahrungsarme Eier betrachtet (z. B. bei *Aequorea*, *Aurelia*, *Metridium* u. a.), während man annimmt, dass der superfiziale an die nahrungsreichen Eier gebunden ist.

Bei vielen nahrungsreichen Coelenterateneiern ist die Furchung kaum eine typische superfiziale Furchung, wie man sie bei den Arthropoden findet. Im allgemeinen verhält es sich bei den nahrungsreichen Coelenterateneiern so, dass einige Kernteilungen stattfinden, während die Cytoplasmateilungen einige Zeit eingestellt sind. Früher oder später treten jedoch Teilungen auch im Cytoplasma ein (Wilson, 1884; Appellöf, 1900; Wietrzykowski, 1914; Gemmill, 1921 u. a.). Wo eine grosse Anzahl Kernteilungen den Cytoplasmateilungen vorhergeht und wo die Teilkerne in die Eiperipherie auswandern, wird die Ähnlichkeit mit wirklicher superfizialer Furchung gross.

Dieser Typus von superfizialer Furchung scheint nicht generell für nahrungsreiche Coelenterateneier zu sein. Das *Pachycerianthus*-Ei ist hinsichtlich der Deutoplasmamenge mit den Eiern von *Bolocera* und *Urticina* vergleichbar, welche beiden letztgenannten diese sog. Tendenz zu superfizialer Furchung haben. Trotz des grossen Reichtums an Deutoplasma furcht sich das *Pachycerianthus*-Ei total und äqual. Bei mehre-

ren Arten kann sich die Furchungsweise infolge gewisser Milieuverhältnisse, z. B. extremer Temperaturen, ändern. Bei *Pachycerianthus* konnte ich trotz eines grossen Materials nur die totale Furchung konstatieren.

Dieses trotz der Deutoplasmamenge zähe Festhalten an einem Furchungstypus, der wohl als ursprünglich angesehen werden muss, ist recht bemerkenswert. Wie früher erwähnt, ist das Deutoplasma bei *Pachycerianthus* von besonders lockerer Struktur und leistet der Durchfurchung sicher geringeren Widerstand als beispielsweise bei *Bolocera* und *Urticina* unter den Aktinien. Bei *Bolocera* und *Urticina* besteht das Deutoplasma grossenteils aus festem Eiweissdotter. Bei einem Vergleich mit *Cerianthus lloydii* findet man indes, dass das Deutoplasma des *Cerianthus*-Eies dem des *Pachycerianthus*-Eies recht gleichartig ist. Deshalb sollte man totale Furchung auch bei *Cerianthus lloydii* erwarten, zumal ausserdem das Ei bedeutend weniger Deutoplasma enthält. Noch aus einem andern Grunde könnte man vielleicht geneigt sein, hier mit Totalfurchung zu rechnen. Die einzige Ceriantharie, bei der bisher embryologische Studien vorgenommen worden sind, war gerade eine *Cerianthus*-Art, *Cerianthus membranaceus*. Die Eier dieser mediterranen Art scheinen einen Bau zu haben, der in wesentlichen Beziehungen mit dem der Eier von *Cerianthus lloydii* übereinstimmt. Kowalewskys Arbeit (1873) enthält Abbildungen, welche deutliche Totalfurchung bei *Cerianthus membranaceus* zeigen. Indes weist *Cerianthus lloydii* in unserm Material den superfizialen Furchungstypus auf.

Die Furchungsverhältnisse bei dem erhaltenen *Cerianthus*-Material erinnern stark an die superfiziale Furchung bei Arthropoden. Die periphere Cytoplasmaschicht des *Cerianthus*-Eies zeigt Ähnlichkeit mit dem sog. Keimhautblastem des centrolecithalen Arthropodeneies. Eine solche gut markierte Schicht fehlt dem Ei von *Pachycerianthus*. Dagegen haben die *Sagartia*-Arten und mit ihnen mehrere Aktinien eine derartige Schicht.

Bevor noch Zellwände peripher angelegt sind und während Kerne mehr zentralwärts vom Ektoplasma verstreut sind, hat das *Cerianthus*-Ei einen syncytialen Charakter. Die Furchungsverhältnisse bei den nahrungsreichen Aktinieneiern können denen bei *Cerianthus lloydii* nicht ganz gleichgestellt werden (vgl. oben). Dagegen finden sich Parallelen bei anderen Coelenteraten.

C. W. Hargitt hat bei *Eudendrium* nachgewiesen, dass die Zellteilungen unterbleiben und das Ei mit einer Menge Kerne versehen wird. Auch hier liegen die ersten Kerne im Innern des Eies ohne Zellbegrenzungen. Bei *Eudendrium* wird ein Blastoderm gebildet, wenn die Kerne die Oberfläche erreicht haben. Aus der inneren Masse, bestehend aus Dotter, Kernen und Cytoplasma, differenziert sich bedeutend später ein definitives Entoderm aus (Hargitt, 1904, S. 271).

Wie aus der Beschreibung für *Cerianthus lloydii* (S. 114) hervorgeht, entsteht dort das Entoderm durch einen Invaginationsprozess. Auf den Schnitten von *Cerianthus lloydii*, wo der Dotter teilweise ausgelöst ist, tritt — namentlich bevor noch Kerne Kontakt mit der Peripherie erreicht haben — infolge der strangförmigen Anordnung des Cytoplasmas der Syncytiumcharakter deutlicher hervor als bei lebendem Material.

Wenn nun das erhaltene Material von *Cerianthus lloydii* wirklich repräsentativ für die Normalentwicklung der Art ist, muss dieser superfiziale Furchungstypus bei *Cerianthus lloydii* im Vergleich mit nahestehenden Formen, sogar solchen mit nahrungsreicheren Eiern, als sehr unerwartet erscheinen. Systematische Verwandtschaft bedingt bei den Ceriantharien offenbar keine embryologische. Vgl *Cucumaria glacialis*, Mortensen, 1894.

Die *Sagartia*-Furchung mit ihren anfangs unterbleibenden Plasmateilungen hat mehr mit der Furchungsart anderer Coelenteraten gemeinsam als mit der der beiden behandelten Ceriantharien. Wenn sich eine variierende Anzahl Teilkerne im Ooplasma angehäuft hat, erfolgt eine Teilung in Blastomeren. In den entstandenen Blastomeren finden dann Kern- und Cytoplasmateilungen gewöhnlich synchron statt. Von einer wirklichen superfizialen Furchung kann hier also nicht die Rede sein. Nur in einem frühen Stadium nach der Befruchtung kann das *Sagartia*-Ei Übereinstimmungen mit einem Arthropodenei aufweisen, bei dem die Furchung typischen superfizialen Verlauf hat. Wahrscheinlich wechselt auch in der Natur der Zeitpunkt, zu dem die Ooplasmafurchungen eintreten. Es ist möglich, dass sowohl der 4-zellige als der 8-zellige Typus in der Natur vorkommt. Der ohne allen Zweifel dominierende Verlauf bei *Sagartia troglodytes* ist jedoch, dass zwei Kernteilungen den Cytoplasmateilungen vorhergehen. Von dem 4-kernigen ungefurchten Stadium werden also direkt vier Blastomeren gebildet. Bevor die Blastomerenbildung erfolgt, sind die vier Dotterkerne gewöhnlich in das Ruhestadium übergegangen. Überreife Eier scheinen eine gewisse Neigung zu haben, die Cytoplasmateilungen weiterhin aufzuschieben. Bei diesen Eiern werden acht Blastomeren direkt nach vorhergegangenen Kernteilungen gebildet. Die Fälle, wo mehr als acht Kerne enstehen, ehe die Ooplasmateilungen in Gang gekommen sind, hat man bei *Sagartia troglodytes* offenbar als Seltenheiten aufzufassen. Extreme Temperaturen erhöhen die Anzahl der Eier, in denen das 8-kernige Stadium überschritten ist, ohne dass Ooplasmateilungen stattgefunden haben. Siehe unten S. 214.

Die frühen Furchungen bei *Sagartia* gleichen denen anderer Aktinien, z. B. denen bei *Edwardsia* (Wietrzykowski, 1914). Dieselben Furchungen sind auch bei anderen Coelenteraten zu bemerken, z. B. der Pennatularie *Renilla* (Wilson, 1884).

Kleinere Furchungsvariationen sind bei den einzelnen Arten im Speziellen Teil besprochen worden. Hier soll nur eine Erscheinung berührt werden, die zwei von den behandelten drei Arten, nämlich *Pachycerianthus multiplicatus* und *Sagartia troglodytes* gemeinsam ist.

Im 8-zelligen Stadium verschiebt sich ein Blastomerenquartett um 45° gegen das andere. In den Raum zwischen zwei Blastomeren des einen Quartetts kommt ein Blastomer des andern zu liegen. Hierdurch schliessen sich die Blastomeren dicht aneinander, und man kann sagen, dass sie eine Spirale bilden. Vgl. S. 155. Sowohl bei *Pachycerianthus* als bei *Sagartia* entsteht diese Spiralstellung also ohne Spiralstellung der Furchungsspindeln. Man könnte von einer sekundären Spiralfurchung oder Pseudospiralfurchung sprechen.

Berg (1941) fand sekundäre Spiralfurchung bei *Funiculina quadrangularis* und hält dieselbe für eine Eigentümlichkeit dieser Art. Er schreibt (S. 26—27): »Hierauf findet eine eigentümliche Verschiebung statt, die bei *Renilla* und *Veretillum* und überhaupt bei Coelenteraten nicht beobachtet ist.«

Schon 1886 hat Metschnikoff in seiner Arbeit über die Embryologie der Medusen (S. 40) gleichartige Verschiebungen der Blastomeren beschrieben und abgebildet. Dieselben betrugen 45° und gaben den Blastomeren festeren Zusammenhalt. Metschnikoff hat den Vorgang nicht mit einem besonderen Namen belegt, aber sowohl aus seinen Abbildungen als aus dem Text geht mit wünschenswerter Deutlichkeit hervor, dass es sich um eine pseudospiralige Anordnung der Blastomeren handelt.

Wietrzykowski schreibt 1912 in einer Arbeit über die Entwicklung bei *Lucernaria* (S. 20): »Le clivage est tantôt radiaire, tantôt spiral au moment du passage du stade 2 au stade 4«. Die spiralige Anordnung entsteht auch bei *Lucernaria* durch eine Rotation von Blastomeren. Schon in einem Stadium mit vier Blastomeren können solche Verschiebungen eingetreten sein. Die sekundäre Spiralfurchung ist also — im Gegensatz zu Bergs Behauptung — seit langem bei verschiedenen Coelenteraten wohlbekannt. Vgl. auch *Edwardsia beautempsii*, Wietrzykowski, 1914.

Bei den untersuchten Arten *Pachycerianthus multiplicatus* und *Sagartia troglodytes* ist die sekundäre Spiralfurchung — insbesondere bei *Pachycerianthus* — keine seltene Erscheinung, sondern kommt bei einer grossen Anzahl von Eiern vor. Bei *Pachycerianthus* ist die spiralige Anordnung der Blastomeren ebenso gewöhnlich wie die sog. normale, d. h. ohne Drehung von Blastomeren. Die ringförmigen Teilungsfurchen schnüren bei *Pachycerianthus* die Blastomeren fast ganz voneinander ab. Schon bei 4-zelligen Stadien können Verschiebungen stattfinden, wodurch die Blastomeren fester zusammengehalten werden. Dieselbe Erscheinung ist bei Medusen gewöhnlich zu beobachten (Metschnikoff, 1886). Die festere

Vereinigung der Blastomeren miteinander, welche die spiralförmige Anordnung bewirkt, ist offenbar vorteilhaft bei den Arten, bei denen die Blastomeren gross sind und sich bei Totalfurchung leicht voneinander ablösen. Bei *Pachycerianthus* haben die pseudospiraligen Furchungsstadien reichlich ebenso grosse — ja im allgemeinen grössere — Aussichten, zur Larvenbildung zu gelangen, wie die übrigen.

Der radiäre Furchungstypus war das Schema für viele Coelenterateneier mit total-äqualer Furchung. Abweichungen von diesem Typus hat man als Abnormitäten angesehen, weshalb sie in den Beschreibungen der Furchungen stark zurücktreten. Man hat ja lange gemeint, eine Art müsse einen bestimmten Furchungstypus haben. Vgl. auch *Myriothela*, Korotneff, 1879; *Millepora plicata*, Hickson, 1888; *Renilla*, Wilson, 1884; *Tubularia*, Brauer, 1891. Deshalb ist es möglich, dass die spiralige Blastomerenanordnung bei Coelenteraten und vor allem ihre Effektivität für weitere Entwicklung unterschätzt worden ist. Wo feste, schützende Membranen während der Entwicklung fehlen, z. B. bei *Pachycerianthus*, Medusen u. a., darf die sekundäre Spiralstellung der Blastomeren nicht als eine bedeutungslose Abnormität aufgefasst werden. Für Eier, die sich total furchen und besonders deutoplasmareich sind, kann sie notwendig sein.

3. Keimblattbildung und Stützlamelle.

Die Furchungen führen bei *Pachycerianthus* und *Sagartia* zu einer zellreichen Coeloblastula, welche Deutoplasma enthält. Die enstandene *Cerianthus*-Blastula ist wohl am ehesten als eine sog. Periblastula zu betrachten. Die *Pachycerianthus*- und *Cerianthus*-Blastulae schwimmen auf dem Deutoplasma. Die Blastula von *Sagartia* liegt unbeweglich am Boden. Bei keiner der drei Arten tragen die Zellen der Blastulawand Wimpern. Sonst sind Cilien schon bei der Blastula bei Coelenteraten recht gewöhnlich.

Faltenbildungen der Blastulawand kommen bei den untersuchten Arten nicht vor. Faltenbildungen im Blastulastadium sind als normale Prozesse während der Entwicklung bei Aktinien, z. B. *Bolocera*, beschrieben worden. Gemmill (1921, S. 585) fand bei *Bolocera tuediae* »... a greatly-folded 'preblastula' stage during which groups of cells are included in the trophenchyme ...«. Bei *Pachycerianthus* und *Sagartia* bekommt das Blastocoel sein Deutoplasma durch Abstossung von Deutoplasma aus den Blastomeren.

Obgleich das Blastocoel früh Nahrung enthält, wird noch während der Entodermbildung Deutoplasma von den Blastomeren an das Blasto-

coel abgegeben. Diese Abspaltung von den inneren Teilen der Blastodermzellen war nicht mit Kernteilungen verbunden. Sie ist nur als eine vom Delaminationsprozess getrennte Erscheinung aufzufassen, wodurch die Zellen der Blastulawand von furchungshinderndem Deutoplasma befreit werden. Einwanderung von Zellen aus der Blastulawand und Zerfall dieser Zellen zu einem »Trophenchym« spielen bei den untersuchten Arten keine Rolle.

Bei den hier behandelten Arten — auch bei *Cerianthus lloydii* — erfolgt die Entodermbildung durch Invagination. Bei *Pachycerianthus* kann man die Invagination verfolgen, wenn man bei den Temperaturvariationen des Seewassers eine gewisse Vorsicht beobachtet. Die Invagination nimmt bei *Pachycerianthus* infolge des Umfangs des Deutoplasmas 1—2 Tage in Anspruch. Bei dieser Art ist das Invaginationsgebiet deutlich epithelartig. Die Invagination erfolgt mit sehr weiter Öffnung. Während der ersten Stunden findet Einwachsung längs dem ganzen kreisrunden Rande statt. Vgl. Taf. 10, Fig. 2; Taf. 11, Fig. 2. Erst gegen das Ende der Invagination zieht sich der Blastoporus zusammen und bekommt nun eine langgestreckte Form; schliesslich hat er eine mehr oder minder zentrale Lage und rundliche Gestalt. Bei *Cerianthus* nimmt die Grube, die zu Beginn der Invagination auftritt, sehr rasch die Form der Furche an. Der Blastoporus ist hier nicht immer rund, sondern gewöhnlich oval.

Bei *Sagartia*, wo ja die Entwicklung überhaupt sehr rasch verläuft, sind für die Invagination normalerweise nur 3—4 Stunden erforderlich. Die Invagination bei *Sagartia* unterscheidet sich erheblich von der bei *Pachycerianthus*. Im übrigen kann man bei Schnittstudien an *Sagartia*-Material bisweilen im Zweifel sein, ob die Entodermbildung hier wirklich als eine Invagination oder als eine unipolare Einwanderung zu bezeichnen ist. Vgl. Taf. 13, Fig. 2—5. Im Gegensatz zu dem epithelartigen Invaginationsgebiet bei *Pachycerianthus* schiebt sich bei *Sagartia* ein ungeordneter Zellenkomplex in das Blastocoel. Die Blastocoelwand buchtet sich indes allmählich ein, und in dem invaginierten Gebiet finden zahlreiche Zellteilungen statt. Aus diesen Zellen wird das definitive Entoderm ausdifferenziert. Das Ergebnis ist auch bei *Sagartia* eine Invaginationsgastrula, bei der sich indes der Blastoporus rasch durch die Stomodaeumbildung einsenkt, welche bereits eintritt, bevor das werdende Entoderm Kontakt mit dem Ektoderm erlangt hat. Bei *Sagartia* ist meines Erachtens die Entodermbildung als eine Invagination zu bezeichnen. In gewissen anderen Fällen dürfte es indes recht schwer sein, eine scharfe Grenze zwischen wirklicher Invagination und unipolarer Einwanderung zu ziehen.

Zusammenfassend kann man also sagen, dass die Entodermbildung bei den untersuchten Arten durch Invagination geschieht und dass diese eine rundliche Invaginationsgastrula liefert.

Die Delamination ist ein bei Coelenteraten gewöhnlicher Typus von Entodermbildung. Beobachtete Fälle von anderer Entodermbildung sind übrigens lange mit einer gewissen Skepsis betrachtet worden. Vgl. Mc' Murrich, 1891. Durch seine *Urticina*-Untersuchung hat Appellöf (1900) mit wünschenswerter Deutlichkeit das Vorhandensein der Invaginationsgastrula bei den Aktinien nachgewiesen. Schon früher hatte Kowalewsky gewisse Gründe angeführt, dass *Cerianthus membranaceus* eine Invaginationsgastrula hat. Vgl. jedoch S. 92. Die im Speziellen Teil behandelten Arten stützen also die Behauptung, dass bei Ceriantharien und Aktinien, im Gegensatz zu vielen anderen Coelenteraten, Gastrulation durch Invagination eine gewöhnliche Erscheinung ist, und zwar obgleich, wie bei *Pachycerianthus*, ein enormer Dotterreichtum der Invagination grosse Hindernisse bereiten kann. Es könnte scheinen, dass für besonders deutoplasmareiche Eier die Delamination eine bessere Lösung sei. Damit berühren wir das Problem, ob die Delamination, die Einwanderung oder die Invagination als der ursprünglichste Typus der Entodermbildung anzusehen ist, und damit auch die alte Streitfrage Gastrula-Planula bei den Coelenteraten. Ich halte es nicht für berechtigt, diese Fragen auf Grund dieses beschränkten Materials zu erörtern. Die diesbezügliche Literatur ist sehr umfangreich. Hier sei nur auf Appellöfs Ausführung (1900, S. 36—38) in seiner *Urticina*-Arbeit hingewiesen.

Zweifellos treten während der Entwicklung grosse Ähnlichkeiten zwischen dem *Urticina*-Ei bei den Aktinien und dem *Pachycerianthus*-Ei bei den Ceriantharien, unter anderm in der Entodermbildung, auf. Das *Pachycerianthus*-Ei zeigt indes trotz des Deutoplasmas totale Furchung. Oberflächlich sind auch die freischwimmenden Larven bei beiden Formen recht ähnlich. Jedoch haben wir oben bereits gefunden, dass diese Ähnlichkeit nur das Äussere betrifft. Vgl. S. 160 und S. 165.

Über Larventypen siehe auch II : 6, S. 228.

Die Anlegung und der Aufbau der Stützlamelle bei verschiedenen Coelenteraten ist von vielen Autoren erörtert worden. Eine ausführliche Besprechung verschiedener Möglichkeiten und Ansichten findet man bei Appellöf, 1900, S. 45—46. Die Erfahrungen, die an dem hier behandelten Material gemacht wurden, stützen in jeder Beziehung Appellöfs Auffassung, dass bei embryonalen Stadien von Aktinien die Stützlamelle ein Absonderungsprodukt beider Keimblätter ist. Dasselbe scheint auch für das hier behandelte Ceriantharienmaterial zu gelten.

II. Weitere entwicklungsbiologische Ergebnisse.

1. Verbreitung und Fortpflanzungszeiten.

Sagartia troglodytes kommt an der Westküste Norwegens bei Sklinna (nördlich von Trondheim), bei Trondheim und Herdla vor. Ausserdem umfasst das Verbreitungsgebiet der Art, ausser der schwedischen Westküste und dem Limfjord, unter anderm die Nordsee, die Küsten Grossbritanniens, die Atlantküste Frankreichs und wahrscheinlich auch das Mittelmeer. Vgl. Stephenson, 1935 und Carlgren, 1942. Die Art ist offenbar zu den mediterran-borealen Arten zu rechnen.

In der Literatur wird angegeben, dass *Sagartia troglodytes* im April bei Helgoland (Pax, 1936) und im Mai bei Plymouth (Stephenson, 1929) fertil ist. Indes scheint es im ersten Fall nicht ganz sicher zu sein, ob man wirklich befruchtungsfähige Eier erhalten hat. Die Oocyten können schon einen Monat oder länger vor der Eiablösung äusserlich reif erscheinen. Wie bereits im Speziellen Teil (S. 171) bemerkt wurde, ist *Sagartia troglodytes* an der schwedischen Westküste Anfang August geschlechtsreif.

S. Runnström (1927 und 1929) hat die Thermopathie während der Fortpflanzung bei Arten verschiedener Verbreitungsgruppen untersucht. Die von ihm studierten Arten sind 1) arktisch-boreal, 2) boreal, 3) mediterran-boreal. Er fand, dass die mediterran-borealen Arten an der skandinavischen Küste im allgemeinen im Sommer laichen (1927, S. 19 u. 20). Hierher rechnet er Arten, die in der Zeit vom Mai bis zum Oktober laichen.

Runnström konstatierte ferner, dass bei mediterran-borealen Arten das Temperaturbereich für normale Entwicklung der Eier zwischen 8 und 23° liegt, gleichviel ob die Arten am weitesten südlich oder in den nördlichen Teilen des Verbreitungsgebiets vorkommen (1929, S. 22). Die mediterran-borealen Sommerlaicher sollen in der mediterranen Zone unter denselben Temperaturbedingungen laichen wie in der borealen. Sie sollen die hohen Sommertemperaturen vermeiden. Runnström gibt auch an, dass im Mittelmeer die meisten mediterran-borealen Arten ihre Fortpflanzungszeiten im Winter und Frühjahr haben.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass *Sagartia troglodytes* an der schwedischen Westküste im Sommer laicht. Sie hat nur eine Fortpflanzungs-

periode im Jahre. Diese tritt ein, wenn das Wasser an den Laichstellen Anfang August ungefähr 15° erreicht hat. Das Winterlaichen im Mittelmeer bei den mediterran-borealen Arten könnte möglicherweise als Stütze für die knappen Literaturangaben über die Laichzeiten von *Sagartia troglodytes* weiter südlich angeführt werden. Leider enthalten diese Angaben der Literatur keine Mitteilungen über die Temperaturen. Besonders bemerkenswert erscheint mir die Angabe von Fertilität bei *Sagartia troglodytes* schon im April (Pax, 1936) an einem so nördlichen Fundort wie Helgoland. Es ist möglich, dass man in einem so ausgedehnten Verbreitungsgebiet mit gewissen Anpassungserscheinungen auch in der Fortpflanzungsbiologie zu rechnen hat. Sind die Mitteilungen in der Literatur (Pax, 1936) richtig, so ist es, obgleich exakte Temperaturangaben fehlen, zweifelhaft, ob die südliche *Sagartia troglodytes* dieselben Temperaturforderungen während der Fortpflanzung stellen kann wie die skandinavische. In anderen Fällen hat sich, auch bei einstimmiger Behauptung von Systematikern, dass die südliche und die nördliche *Sagartia troglodytes* dieselbe Art sind, herausgestellt, dass gewisse biologische Verschiedenheiten beispielsweise zwischen der *Sagartia troglodytes* unserer Westküste und der an der englischen Küste vorkommen. Bei uns ist sie getrenntgeschlechtlich, während die englische hermaphroditisch ist (Stephenson, 1928, 1929 und 1935, S. 338). Ferner ist die englische Form larvipar, während unsere Westküstenform deutlich ovipar ist (siehe Oviparie und Larviparie, S. 213). Trotz dieser Unterschiede sind die Aktinienforscher Carlgren und Stephenson völlig darüber einig, dass *Sagartia troglodytes* an der englischen Küste dieselbe Art ist wie die, welche sich an der schwedischen Küste findet (Stephenson, 1935, S. 340).

Von den beiden hier behandelten Ceriantharien laicht *Cerianthus lloydii* in Normaljahren im Februar und in der ersten Hälfte des März. Das Laichen erfolgt am besten in Wasser von 6—7° Temperatur. Die Grenzwerte für eine normale Entwicklung konnten bei *Cerianthus lloydii* wegen Materialschwierigkeiten nicht sicher bestimmt werden. Jedenfalls steht fest, dass *Cerianthus lloydii* in Normaljahren zu den sog. Winterlaichern zu rechnen ist.

Bei mehreren im Winter laichenden Formen des Borealgebiets hat man arktischen Ursprung angenommen (*Cucumaria frondosa* u. a.). Nur durch Verlegung der Fortpflanzungszeit in die kälteste Jahreszeit haben die Arten sich erhalten können (Reliktformen im Borealgebiet, vgl. Appellöf, 1912; S. Runnström, 1927, S. 46).

Nach S. Runnström (1927, S. 17—18) haben die untersuchten arktisch-borealen Arten ihre Fortpflanzungsperiode im Winter, während sie für die borealen Arten in die Frühjahrsmonate fällt.

Welche Verbreitung hat nun *Cerianthus lloydii*? Ist diese Art zur

arktisch-borealen oder zur borealen Gruppe zu rechnen? *Cerianthus lloydii* kommt vom Englischen Kanal bis nach Grönland und Spitzbergen vor. Die Art ist offenbar hauptsächlich im Borealgebiet heimisch.

VON HOFSTEN hat hervorgehoben (1915, S. 36 und 234—240), dass arktischer Ursprung keine absolute Voraussetzung dafür ist, dass eine Art im Winter laicht. Arktisch-boreale, mehrere boreale und boreal-südliche Arten, die in arktischen Gegenden fehlen, können sich im Winter fortpflanzen. RUNNSTRÖM (1927, S. 21) gibt nach Besprechung einiger Beispiele zu, dass die Laichzeit für boreale Formen im Winter beginnen kann, sagt aber, dass sie ihren Höhepunkt im Frühjahr erreiche und sich bis in die ersten Sommermonate erstrecken könne. Für eine richtige Beurteilung der Verhältnisse bei diesen Arten (u. a. *Porania pulvillus*, *Gadus morrhua* und eventuell *Cerianthus lloydii*) sind sichere Angaben über die Temperatur bei der Fortpflanzung von verschiedenen Fundorten ihres Verbreitungsgebiets erforderlich. Solche Angaben liegen indes noch nicht in genügender Menge vor.

Bei *Cerianthus* steht jedenfalls fest, dass das Laichen bei einer Temperatur um 6° eintritt. Allerdings kann man einigermassen normale Larven bekommen, wenn man befruchtete Eier in Wasser von niedrigerer Temperatur verbringt. Dagegen erfolgt selten spontanes Laichen bei diesen niedrigen Temperaturen. Es ist möglich, dass für mehrere Arten das Temperaturbereich für die Abgabe der Geschlechtsprodukte kleiner ist als das für eine Normalentwicklung bereits abgelegter und befruchteter Eier. Vgl. *Sagartia*.

Für arktische Arten müssen grosse Möglichkeiten zu sicherer Fortpflanzung auch bei Temperaturen unter 6° bestehen. Vgl. *Cucumaria frondosa*, *Dendronotus frondosus* (APPELLÖF, 1912; S. RUNNSTRÖM, 1927 und 1929). Grössere Verschiebungen der Fortpflanzungszeit für arktische Arten im Borealgebiet in Jahren mit unternormalen Temperaturen sind vielleicht nicht zu erwarten.

Bei *Cerianthus lloydii* war der Eintritt der Fortpflanzungszeit 1942 stark hinausgeschoben, wahrscheinlich infolge der niedrigen Temperaturen in dem langen Eiswinter 1941—1942. Noch bis weit in den April hinein lag festes Eis an der schwedischen Westküste. *Cerianthus* hatte Mitte April noch nicht gelaicht. Zu dieser Zeit pflegen sonst die Larven von *Synarachnactis bournei* nach den oberen Wasserschichten zu steigen und bereits das Cerinula-Stadium überschritten zu haben. Erst in der ersten Maihälfte (1942) fand in grösserem Umfang Eiablösung statt. Nach einiger Zeit traten dann auch junge Cerinula-Larven im Plankton auf. Bei der Eiablösung Anfang Mai war die Temperatur an der Laichstelle über 6° gestiegen und erhöhte sich gegen Ende der Laichzeit auf 7,5° (Strömmarna).

Hat sich also die Fortpflanzung um reichlich zwei Monate verschoben, bis die geeignete Laichtemperatur erreicht war? Vielleicht ist es nicht richtig, die Sache so auszudrücken. Obgleich an den Laichplätzen keine exakten Temperaturserien zu erhalten waren, ist es wahrscheinlich, dass die aussergewöhnlichen Temperaturverhältnisse im Winter 1942, auch in recht bedeutender Tiefe, einen gewissen Einfluss schon in der Wachstumsperiode der Geschlechtsprodukte ausgeübt haben. Dass hier ein anderer Faktor als die Temperatur eine solche durchgreifende Verschiebung der Fortpflanzungszeit bewirkt hat, halte ich für weniger wahrscheinlich.

Sicher spielt die Nahrungszufuhr eine grosse Rolle für normale Eireifung. Sowohl 1941 als 1942 herrschte nach der Eisschmelze eine auffallende Planktonarmut wenigstens in den oberen Wasserschichten. Diese zeigte sich unter anderm in einer schwachen und verspäteten »Frühjahrsblüte». Ob diese Armut auch speziell Calaniden- und andere Copepodenbestände betraf, von denen sich die ausgewachsenen Ceriantharien grossenteils ernähren, kann ich nicht sagen.

Natürlich wäre es von Interesse, genauer festzustellen, wie die verschiedenen Arten in fortpflanzungsbiologischer Beziehung auf die aussergewöhnlichen Temperaturverhältnisse reagieren, welche die Natur selbst in so strengen Wintern schafft, wie wir sie jetzt einige Jahre hintereinander gehabt haben.

Aus dem, was oben über die Fortpflanzungszeiten bei *Cerianthus* in normalen und in besonders kalten Jahren gesagt wurde, scheint mir hervorzugehen, dass die Eireifung stark temperaturbedingt ist. Angaben in der Literatur über Geschlechtsreife in verschiedenen Jahreszeiten sind deshalb von geringerem Wert, wenn sie nicht zugleich Mitteilungen über die Temperatur an den natürlichen Laichplätzen enthalten.

Was endlich *Pachycerianthus multiplicatus* betrifft, so ist es bei dieser Art schwerer, sie in eine von Runnströms Gruppen einzureihen, und zwar aus zwei Gründen. Die Verbreitung ist ungenügend bekannt, vermutlich grossenteils deshalb, weil die erforderlichen Geräte (schwere Ringe) bisher nicht in grösserem Umfang angewandt worden sind. Dazu kommt die Schwierigkeit, mit Sicherheit zu entscheiden, wann die Fortpflanzungszeiten an den natürlichen Laichstellen eintreten. Hier hat man nicht, wie bei *Cerianthus*, einen Anhaltspunkt am Auftreten der Larven im Plankton, da diese nur einige Tage frei am Boden schwimmen. Wie früher (S. 142) bemerkt, enthalten bei *Pachycerianthus* die Gonaden während des ganzen Jahres fertige Spermien und Oocyten in verschiedenen Entwicklungsstadien. So gut wie während des ganzen Jahres kann man Oocyten finden, die, nach dem Aussehen des Deutoplasmas zu urteilen, ihr Wachstum beendet haben und fertig für weitere Entwicklung

ausserhalb der Gonaden liegen. Trotz mehrjähriger Beobachtungen kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, dass sich die Laichzeit über das ganze Jahr erstreckt. Mit Gewissheit wage ich zu behaupten, dass sich *Pachycerianthus* mehrmals im Jahre fortpflanzt. Eier mit Reduktionsteilung wurden nämlich im Mai, Juni, Oktober und November erhalten. Sowohl nach dem Frühjahrs- als nach dem Herbstlaichen findet man jedoch in den Gonaden noch nahezu reife Geschlechtsprodukte. Deshalb ist es möglich, dass häufiger Eiabgabe erfolgt, als mit Sicherheit an den Laichstellen und in Aquarien konstatiert werden konnte.

Halten wir uns an festgestellte Tatsachen, so hat also *Pachycerianthus* in Jahren mit normalen Temperaturverhältnissen mehrere Fortpflanzungsperioden. Die Temperatur an den Laichplätzen betrug in einem Jahr (1939) im Juni (ca. 30 m.) 9° und im Oktober 11°. Vgl. Berg, 1941, S. 88.

In Aquarien konnte die Entwicklung nur verfolgt werden, nachdem gewisse Vorsichtsmassregeln unter anderm gegen Temperaturschwankungen getroffen worden waren. Bei Temperaturen, die zwischen 8° und 11° variierten, schritt die Entwicklung bis zu entwicklungsfähigen Larven fort. Bei Temperaturen unter 6° und über 14° trat keine Entwicklung ein.

Was sagen uns die Fundorte von *Pachycerianthus* über die Verbreitung? Bisher ist *Pachycerianthus* vom Trondheimfjord, dem Gullmarfjord, speziell dessen innerem Teil, dem sog. Bredungen, sowie vom Kattegatt (vor Varberg) bekannt. Vgl. Karte 1, S. 228. Nach diesen Funden zu urteilen, müsste *Pachycerianthus* beschränkt boreal sein.

S. Runnström beobachtete (1927 und 1929), dass sich boreale Arten im allgemeinen nicht im Sommer fortpflanzten. Die Mehrzahl der von ihm untersuchten Arten laichte im Frühjahr. Ausserdem fand Runnström unter den borealen Arten einige im Herbst laichende (*Amphorina aurantiaca*, *Balanus balanoides*). Die Arten, welche zu wiederholten Malen während des grösseren Teiles des Jahres laichten, waren gewöhnlich mediterran-boreal.

Berücksichtigt man nur den Umstand, dass boreale Arten nicht im Sommer laichen, so könnte man vielleicht annehmen, das *Pachycerianthus multiplicatus* in seinen Gewohnheiten am meisten mit dieser Gruppe übereinstimmt. Aber die Tatsache, dass diese Art wiederholt im Jahre, sogar im Juni laicht, zeigt, wie schwer es sein kann, eine Art ohne weiteres in eine mehr oder minder generelle »Fortpflanzungsgruppe» einzureihen.

Die oben besprochenen »Fortpflanzungsgruppen» gelten vielleicht nicht für Tiere, die, wie *Pachycerianthus*, dem tieferen Wasser angehören.

Sorgfältige Beobachtungen, die sich gleichmässig über verschiedene

Teile des Jahres verteilten, würden wahrscheinlich die Gruppe von Arten erweitern, die zu wiederholten Malen während eines Jahres laichen. Beobachtungen auf der Zoologischen Station Kristineberg (Dr. G. Gustafson) sprechen für ein solches Verhalten z. B. bei *Brissopsis lyrifera*, die man zu den im Sommer laichenden mediterran-borealen Arten gerechnet hat. Vgl. S. Runnström, 1927.

2. Oviparie und Larviparie.

Wie oben (S. 111) bemerkt, nahm Haime (1854) an, dass die Befruchtung bei den Ceriantharien schon in den Mesenterien stattfindet. Diese Annahme stützte er vermutlich vor allem auf die Tatsache, dass Oocyten und Spermien dicht nebeneinander in den Mesenterien vorkommen. Hierzu kam indes, dass Haime bei *Cerianthus membranaceus* in Entwicklung begriffene Eier im Gastrocoel fand (Larviparie). Kowalewsky (1873), der wiederholt mit derselben Art gearbeitet hat, behauptet, dass die Eier abgegeben werden, bevor die Entwicklung begonnen hat (Oviparie). Bei den Aktinien sind sowohl ovipare (z. B. *Metridium*, *Bolocera* u. *Adamsia*) als larvipare Typen (z. B. *Urticina*) bekannt.

Cerianthus lloydii hat während des grösseren Teiles der beobachteten Laichperioden die Eier aus dem Stomodaeum abgegeben. Sowohl die Befruchtung als die weitere Entwicklung dieser Eier erfolgte ausserhalb des Gastrocoels des Muttertiers. Wenn die Eimenge in den Mesenterien nach einigen Tagen abzunehmen begann und nur einzelne Eier das Gastrocoel verliessen, konnten bei einigen Gelegenheiten Entwicklungsstadien in den Tentakelhöhlen einiger laichender Tiere wahrgenommen werden. Diese wurden in den Tentakeln von Flimmerströmen umhergetrieben, die durch das entodermale Flimmerkleid erzeugt wurden. Wenn ein Ei in ein Randtentakel gelangt und dieses in seiner vollen Länge gestreckt bleibt, wird das Ei daselbst langsam in einer geschlossenen Bahn bewegt und macht hier einen Teil der frühesten Entwicklung durch. Durch die Öffnungen der Tentakelspitzen, aus denen bei starker Kontraktion des Körpers Wasser aus den Tentakelhöhlungen strömt, passieren im allgemeinen nicht die Eier, die sich in den Tentakelhöhlen entwickeln. Von Zeit zu Zeit sieht man, wie sie an den Tentakelporen vorbeigetrieben werden. Bei Kontraktionen der Tentakel können die Embryonen in das Gastrocoel hinabgepresst werden, um einen Augenblick später von neuem in eine Tentakelhöhle geführt zu werden. Früher oder später kommen diese Entwicklungsstadien jedoch durch das Stomodaeum heraus. So sieht man bisweilen, dass sowohl Gastrulae als etwas jüngere Stadien, bei denen die Invagination noch nicht abgeschlossen ist, als Larven mit vier gut entwickelten Tentakeln das Muttertier verlassen.

Da, wie früher bemerkt, die Entwicklung der männlichen und der weiblichen Geschlechtsprodukte bei *Cerianthus lloydii* synchron erfolgt, liegt natürlich die Annahme nahe, dass in diesen Fällen von Larviparie Selbstbefruchtung stattgefunden hat. Gemachte Beobachtungen stützen indes eine solche Vermutung nicht. Vgl. S. 112 Spermien eines Nachbarindividuums können beim Laichen in den Aquarien leicht aus dem umgebenden Wasser durch das Stomodaeum in das Gastrocoel gelangen.

In den Fällen, wo die Entwicklung eine Zeitlang innerhalb eines Muttertiers erfolgt ist, haben sich die Reduktionsteilung und die Befruchtung mit grosser Wahrscheinlichkeit im Gastrocoel oder in den Tentakelhöhlen abgespielt. Keine Beobachtungen sprechen für die Möglichkeit, dass diese Eier, die ihre erste Entwicklung in den Tentakeln durchmachen, in normaler Weise von einem Tier abgegeben, im umgebenden Wasser befruchtet und erst dann durch das Gastrocoel in die Tentakelhöhlen eines anderen Individums eingeführt worden sind, welches also bloss scheinbar das Muttertier sein würde.

Während der Fortpflanzung in Aquarien kann offenbar in geringerem Umfang Larviparie vorkommen. Wie verhält es sich nun an den natürlichen Laichplätzen? Es ist stark zu unterstreichen, dass keines der während der Fortpflanzungszeit an den natürlichen Laichstellen gefangenen Tiere Embryonen im Gastrocoel oder in den Tentakelhöhlen aufwies. Deshalb halte ich es für wenig wahrscheinlich, dass die Entwicklung bis zur Gastrula oder weiter an den Laichplätzen im Gastrocoel oder in den Tentakelhöhlen erfolgt. Bei *Cerianthus lloydii* mit seinen leichten Eiern scheint Oviparie das Normale zu sein.

Pachycerianthus multiplicatus war zu verschiedenen Fortpflanzungszeiten ovipar.

Sagartia troglodytes der schwedischen Westküste ist beim Laichen sowohl im Aquarium als an den natürlichen Laichstellen ovipar. Die Eier sinken ebenso wie die von *Halcampa* auf den Boden, wo die Entwicklung weitergeht. Im nördlichen Teil des Verbreitungsgebiets soll *Sagartia troglodytes* indes larvipar sein. Vgl. Carlgren, 1942, S. 8. Einige arktische Arten von Aktinien sind bekannt dafür, dass sie die Eier im Gastrocoel oder in besonderen basalen Bruttaschen behalten. Das Vorkommen von Bruttaschen bei den Aktinien steht vielleicht in einem gewissen Zusammenhang mit der nördlichen Verbreitung (Carlgren, 1902, S. 41; vgl. Pax, 1936). Die Annahme, dass Larviparie an den nördlichen Teil des Verbreitungsgebiets einer Art gebunden ist, hat im Falle *Sagartia troglodytes* keine Stütze. Auch im südlichen Bereich des Verbreitungsgebietes ist Larviparie bei *Sagartia troglodytes* beobachtet worden. So gibt Stephenson (1935) an, dass *Sagartia* an der englischen Küste larvipar ist.

Trotz der schweren Eier ist also bei *Sagartia troglodytes* Larviparie kein festes Merkmal für die Fortpflanzungsbiologie der Art. Gleichartige Verhältnisse scheinen bei Arten anderer Tiergruppen zu herrschen. Roch (1940) fand, dass von den *Teredo*-Arten des Mittelmeers *Teredo utriculus* imstande war, den Entwicklungstypus zu ändern. Zeitweise war er ovipar und in anderen Fällen rein larvipar.

Bei *Sagartia* spielt es meiner Ansicht nach eine grosse Rolle für eventuelle Ausstossung oder Zurückhaltung der Eier, wie grosse Eiermengen sich gleichzeitig aus den Mesenterien ablösen. Es erscheint ganz unmöglich, dass die Eiermengen, die sich bei unserer Westküstenform auf dem Höhepunkt der Fortpflanzungszeit aus den Mesenterien freimachen, ausschliesslich im Gastrocoel bis zu einem normalen Larvenstadium gelangen können. Dagegen ist es möglich, dass man auch bei unserer *Sagartia* Entwicklungsstadien im Gastrocoel in der späteren Periode der Fortpflanzungszeit antreffen könnte, wenn das Maximum der Eiablösung bereits überschritten ist. Angaben über das Aussehen der Mesenterien bei festgestellter Larviparie fehlen indes. Vgl. *Sagartia*, Laichen, S. 171.

3. Temperatur und Entwicklung.

Wir haben gesehen, dass die Eier von *Cerianthus* und *Pachycerianthus* relativ empfindlich gegen Temperaturschwankungen sind. Bei der Entwicklung von *Pachycerianthus* wirkten vor allem während der Entodermbildung auch kleine Temperaturveränderungen ausserordentlich störend.

Finden wir dieselbe Empfindlichkeit gegen Temperaturvariationen bei den Sagartiiden, deren Fortpflanzungszeit in der Zeit des Jahres liegt, wo das Wasser am wärmsten ist? Dass die Fortpflanzungszeit den wärmsten Teil des Jahres umfasst, bedingt natürlich nicht ohne weiteres eine verminderte Temperaturempfindlichkeit. Aber da *Sagartia* und *Sagartiogeton* an Örtlichkeiten leben, wo die Temperaturschwankungen während des Jahres gross sind (Minimum 10°) und deshalb die festsitzenden, mehr oder minder ausgewachsenen Tiere diese grossen Variationen vertragen müssen, sollte man meinen, dass die Embryonen und Eier solcher festsitzenden Bodenwasserformen verhältnismässig abgehärteter sein müssten als Arten, die während des ganzen Jahres unter gleichartigen Temperaturverhältnissen leben. Dies ist indes nicht immer der Fall. Vgl. Ekman, 1935; Forsman, 1938; S. Runnström, 1927 und 1929.

Bei *Sagartia troglodytes* — und auch bei *Sagartiogeton laceratus* — werden die Oocyten im Herbst oder Spätherbst angelegt und werden erst im nächsten Spätsommer fertig. Die Oocyten sind also während der

Wachstumsperiode starkem Temperaturwechsel ausgesetzt. Dies hat jedoch nicht zur Folge, dass die Entwicklung des reifen Eies nach der Befruchtung bei starken Temperaturschwankungen störungsfrei stattfinden kann. Einige Versuche, welche ursprünglich bezweckten, den eventuellen Einfluss der Temperatur auf die wechselnden Furchungstypen zu ermitteln, mögen dies zeigen. Dieselben wurden an einem einheitlichen Eimaterial von *Sagartia troglodytes* ausgeführt. Die Befruchtung sämtlicher Eier erfolgte bei ein und derselben Temperatur (17°), bevor die Eier in die Versuchstemperaturen überführt wurden. Für jeden Versuch wurden 100 Eier verwendet. Die Hebung der Befruchtungsmembran galt als Kriterium der Befruchtung. Die Überführung fand unmittelbar nach der Membranhebung statt, und Probeschnitte und Vitalfärbung (siehe S. 171) zeigen, dass in der Mehrzahl der Fälle noch keine Kernteilung eingetreten war, als die Versuche begannen.

1. Temperatur 7°.

Die Temperatur wurde sukzessiv während 30 Minuten von der Befruchtungstemperatur (17°) auf 7° erniedrigt. Nach zwei Stunden — wenn normalerweise die Furchungen in vollem Gang sind — waren bei sämtlichen Eiern keine Furchungen erfolgt.

Nach 24 Stunden in Wasser von 7° waren die befruchteten Eier noch ungefurcht. Normaliter sind die Larven schon 15—16 Stunden nach der Befruchtung freischwimmend. Bei dem *Sagartia*-Ei können normalerweise mehrere Kernteilungen stattfinden, bevor sich das Cytoplasma in Blastomeren geteilt hat. Siehe S. 179. Die ausgebliebene Teilung in Furchungssegmente braucht also nicht notwendig so gedeutet zu werden, dass sich das Ei nicht weiter entwickelt. Die Kernteilungen können innerhalb eines Tages weit fortgeschritten sein. Indes zeigen Schnitte, dass auch während der Zeit, in der die Eier in der niedrigen Versuchstemperatur gehalten wurden, keine Kernteilungen erfolgt sind.

Die Hälfte der Eier wurde nun sukzessiv in die Ausgangstemperatur von 17° zurückgeführt, während die andere Hälfte weiter bei 7° gehalten wurde. Bei der letzteren Kategorie von Eiern waren nach weiteren zwei Tagen noch immer keinerlei Zeichen von Entwicklung zu bemerken. Mehr interessiert die Gruppe, für welche die Temperatur wieder erhöht wurde. In den ersten Stunden wurden von aussen keine Furchungen beobachtet. Noch nach 15 Stunden war keine Blastomerenbildung erfolgt. Allmählich traten jedoch Furchungsstadien auf. Nach ca. 30 Stunden waren Furchungsstadien in diesem Material keine ungewöhnliche Erscheinung. Die Eier gelangten verschieden weit. Die Verteilung auf verschiedene Entwicklungsstadien ist nach 30 Stunden ungewöhnlich

gross. Schon nach 17 Stunden in der höheren Temperatur trat ein 64-zelliges Stadium auf.

Die Furchungen verliefen in mehreren Fällen normal. Unter anderen war der normaliter dominierende Furchungstypus (direkt 4-zelliges Stadium) vertreten. Gastrulation fand statt. Der Gastrulationsprozentsatz war hier indes niedrig (12 %). Wenn die Gastrulation abgeschlossen war, wurden Gastrulae von normalem Aussehen erhalten. Die niedrige Temperatur hat hier offenbar den Beginn der Entwicklung gehemmt. Dagegen machte Überführung in die höhere, normale Temperatur Entwicklung nicht unmöglich. Bei den Eiern, die sich nach der Überführung furchten, war jedoch gewöhnlich die Furchungsgeschwindigkeit stark herabgesetzt.

2. Temperatur 10°.

Die Temperatur wurde binnen 20 Minuten von der Ausgangstemperatur von 17° auf 10° erniedrigt. Bei diesem Versuch wurden innerhalb 24 Stunden Furchungsstadien erhalten. Das erste Furchungsstadium trat durchgehend mehrere Stunden später auf als bei den folgenden Versuchen (Nr. 3, 4, 5), wo die Temperatur höher war (15—21°). Ebenso war der Zeitraum zwischen zwei aufeinanderfolgenden Furchungen immer grösser als bei den Versuchen 3, 4 und 5. Die Furchungen waren ziemlich normal. Jedoch wurden mehrere inäquale Stadien beobachtet. Kaum die Hälfte der Eier lieferte normale Coeloblastulae. Nach der Entodermbildung traten einzelne bewimperte Gastrulae auf. (Von 42 Blastulae wurden nur 8 Gastrulae erhalten.) Die Zeit, welche für die Entwicklung von der ersten Furchung bis zur bewimperten Gastrula erforderlich war, betrug 35 Stunden.

3. Temperatur 15°.

Die Temperatur wurde binnen 10 Minuten von 17 auf 15° erniedrigt. Furchungsstadien traten in den nächsten drei Stunden auf. Variierende Furchungstypen gaben normale Coeloblastulae. Diese invaginierten normal. Bewimperte Gastrulae fanden sich 15—16 Stunden nach der ersten Furchung. Über 90 % der Eier entwickelten sich zu normalen Gastrulae, die übrigen furchten sich, lieferten aber nach Verschmelzungen unvollkommene Zwillingsgebilde.

4. Temperatur 17°.

Befruchtungs- und Entwicklungstemperatur waren dieselbe (17°). Im grossen und ganzen fiel der Versuch ebenso aus wie der vorige. 98 % der Eier gaben normale Gastrulae. Die Entwicklung verlief etwas rascher.

Sie beanspruchte von der ersten Furchung bis zur freischwimmenden Gastrula ungefähr 15 Stunden.

5. Temperatur 21°.

Nach der Befruchtung wurde die Temperatur in 20 Minuten von 17 auf 21° erhöht. Die Furchungen, welche rasch einsetzten, wiesen ungefähr dieselbe Variation auf wie in den beiden vorhergehenden Versuchen. Von 64-zelligen und älteren Stadien an zeigten Blastomeren die Tendenz, fortzufallen. Die Anzahl der Verschmelzungen war ungewöhnlich gross, grösser als bei irgendeinem früheren Versuch. Ungefähr 80 % der Eier entwickelten sich jedoch zu normalen Gastrulae.

Die Furchungen folgten bemerkenswert rasch aufeinander. Die Entwicklung bis zur schwimmenden Gastrula beanspruchte nur 10,5 Stunden.

Die Versuche scheinen mir zu zeigen, dass die Entwicklung bei *Sagartia troglodytes* am sichersten in dem Temperaturbereich *zwischen 15° und 20°* erfolgt. Temperaturen unter 15° wirken entwicklungshemmend. In Wasser von 10° finden jedoch Furchungen statt, wenn auch stark verspätet. Bei 7° entwickeln sich befruchtete Eier überhaupt nicht. Die Widerstandskraft gegen die niedrigere Temperatur ist gut. Erhöht man die Temperatur für diese Eier, so können die Furchungen in Gang kommen. Dieselben führen bis zur Larvenbildung. Der niedrigere Gastrulationsprozentsatz in Versuch 5 (Temp. 21°) deutet darauf hin, dass die für eine normale Entwicklung günstigste Temperatur bereits überschritten war. Die Entwicklungsgeschwindigkeit ist in diesem Versuch stark erhöht.

In dieser Versuchsreihe wurde die Temperatur bei der Befruchtung nicht variiert. Hinzugefügt sei nur, dass die Befruchtungen mit verminderter Sicherheit bei Temperaturen unter 12° und über 22° erfolgen. Die Spermien sind zwar auch in Temperaturen unter 12° und über 22° beweglich, aber Befruchtung tritt nicht ein.

An den natürlichen Aufenthaltsorten von *Sagartia troglodytes* hielt sich während einer Schwärmungsperiode Anfang August die Temperatur am Boden zwischen 16 und 18°. Die Temperaturunterschiede zwischen dem Oberflächen- und dem Bodenwasser der Strömmarna sind durchweg gering. Das Maximum für das Oberflächenwasser betrug bei einer Messung während einer Laichperiode 19,8°. Die Brut des Jahres braucht deshalb keinen starken Temperaturunterschieden ausgesetzt zu werden, wenn sie in Gestalt schwimmender Larven vom Boden in die höheren Wasserschichten aufsteigt.

Im vorhergehenden wurde die Temperaturempfindlichkeit der Eier, besonders bei *Sagartia troglodytes*, während der frühesten Entwicklung

berührt. Es wurde auch darauf hingewiesen (S. 210), wie wenig man über die Thermopathie der Oocyten während der Reifungsperiode weiss. Dagegen wurden die Temperaturforderungen der freischwimmenden Ceriantharienlarven nicht erörtert.

Die Larve von *Cerianthus lloydii*, *Synarachnactis bournei*, gehört während einiger Monate der Planktonfauna an. Während der Zeit, in der die Larve frei schwimmt, wächst ihre Widerstandskraft gegen Temperaturschwankungen ununterbrochen. Wenn sich die Larven (März—April) in den oberen Wasserschichten verbreiten, können sie bereits mehrere Tage in Wasser von 15° überleben. Nun brauchen die Larven während dieser Verbreitungszeit tatsächlich niemals einer so starken Temperaturerhöhung (von 6—7° bis 15°) ausgesetzt zu werden. Im Frühjahr sind die Temperaturunterschiede zwischen dem Boden und den oberen Schichten relativ gering. Wenn sich im Spätsommer die oberen Wasserschichten erwärmt haben, haben die Larven bereits den Boden aufgesucht, um sich festzusetzen. Eine Art wie *Cerianthus lloydii* mit den lange währenden, gegen Temperaturveränderungen widerstandsfähigen planktonischen Larvenstadien muss ein ungemein gutes Verbreitungsvermögen haben.

Im scharfen Gegensatz hierzu steht *Pachycerianthus*. Die freischwimmende Larve wird zwar weniger durch Temperaturvariationen beeinflusst als das befruchtete Ei, zeigt aber bei weitem keine so grosse Resistenz wie die *Synarachnactis*-Larven. Die *Pachycerianthus*-Larve lebt auch während des umherschwimmenden Stadiums am Boden. Bei *Pachycerianthus* nimmt indes die Widerstandskraft gegen Temperatur nach der Festsetzung recht erheblich zu. Darüber, dass bei den schwedischen Ceriantharien ein deutlicher Unterschied zwischen propagativer und vegetativer Thermopathie (vgl. von Hofsten, 1915, S. 178) besteht, herrscht kein Zweifel.

4. Nahrungsaufnahme der Larven.

Cerianthus lloydii.

Wie früher im Zusammenhang mit der Furchung erwähnt wurde, ist die fertige Gastrula ganz mit Flimmerhaaren bekleidet. Die Bewegungen der Gastrula sind in den ersten Tagen wenig regelmässig. Gewöhnlich rotiert sie jedoch um ihre Längsachse, wobei der Urmund nach unten gekehrt ist. Hin und wieder verändert sich die Bewegungsrichtung, und der schmale, spaltförmige Urmund wird einen Augenblick von oben sichtbar.

In den ersten Tagen nach der Gastrulation, bevor also das Stomodaeum gebildet ist, wird keine Nahrung von aussen aufgenommen. Dies

kann nicht verwundern, da der Nahrungsbedarf der Larve während dieser Tage genügend durch den Dotter gedeckt werden dürfte, der bei der Invagination dem Gastrocoel zugeführt wurde. Der Urmund hat indes eine enge Öffnung nach aussen. Man sieht nämlich bisweilen, dass ein und das andere Dotterkorn das Gastrocoel verlässt.

Bei der eintretenden Stomodaeumbildung verlängert sich die Larve etwas, und in gewissen Entodermpartien erfolgt Vakuolisierung der Zellen. Die Larve bewegt sich nun mit dem Aboralpol voran. Bei dieser Bewegung ist eine langsame Rotation um die Längsachse zu beobachten. Wenn das Stomodaeum seine fertige Ausbildung erreicht hat, ist das Deutoplasma im Gastrocoel zum grössten Teil verbraucht.

Nach der Stomodaeumbildung ist die Larve also darauf angewiesen, Nahrung aus dem umgebenden Wasser aufzunehmen. Nematocysten sind zwar angelegt, aber noch nicht funktionsfähig. Bei Stadium I (vgl. S. 128) devaginieren die Nesselzellen nicht in normaler Weise, weder bei Annäherung lebender Beute (Planktonten) noch bei Einwirkung schwacher Säuren. Im Stomodaeum und am Mundfeld sind die Nematocysten zahlreich und in der Hauptsache gleichartig. Sie gehören nach Weills (1934) Terminologie zu den mastigophores microbasiques«. Carlgren unterscheidet in einer späteren Arbeit über die Cnidae bei Anthozoen (1940) zwei Typen von Mastigophoren. Die, welche sich bei den *Cerianthus*-Larven finden, entsprechen Carlgrens *b*-Mastigophoren (»microbasic *b*-mastigophor»). Siehe Cnidom, S. 125.

Wenn man versucht, die Nesselzellen von Stadium I durch schwache Konzentrationen von Essigsäure (0,5—1 %), die mit Gentianaviolett gefärbt ist, zur Devagination zu bringen, findet man keine normal devaginierten Nesselzellen. Dagegen kann man, nachdem die Säure einige Minuten gewirkt hat, beobachten, dass der basale, bewaffnete Teil des werdenden Nesselfadens (»la hampe« nach Weill, »shaft« nach Carlgren) der fertigen Nesselzelle aus dem Epithel herausragt, wie Textfig. 33 *A* und *B* zeigt.

In diesem Stadium, wo also noch keine Nematocysten funktionsfähig sind, nehmen die Larven ihre Nahrung hauptsächlich aus dem Phytoplankton. Eine Einströmung, die durch das Flimmerkleid am Mundfeld und im Stomodaeum entsteht, ist ohne Schwierigkeit wahrzunehmen. Dieselbe erfolgt gleichförmig längs dem ganzen Stomodaeumrand. Dagegen habe ich keine durch Flimmerhaare bewirkte Ausströmung aus dem Gastrocoel gesehen. Die Einströmung kann bei diesen Larven (Stadium I) mit feinverteiltem Karmin nachgewiesen werden. In den Larvenaquarien wurden die Larven bis zu Stadium II (4 Tentakel) mit Phytoplankton gefüttert. Planktonproben (Müllergaze Nr. 12) wurden mit einer Handzentrifuge zentrifugiert. Zooplankton und gröbere Phyto-

planktonformen sammelten sich in einer Masse auf dem Boden der Röhren an, während sich leichtere Phytoplanktonten darüber befanden. Diese algenhaltige Schicht wurde den Larvenaquarien täglich zugesetzt. Nach ein paar Wochen erhielt ich dann Larven mit vier Tentakeln.

Bei diesen Stadien sind die sog. Magenzipfel deutlich wahrnehmbar. Vgl. Textfig. 34 *A* und *B*. Setzt man Karminkörner zu, so findet man, dass, während die Larve schwimmt, noch immer mit dem Aboralpol voran, Körnchen von Flimmerströmen durch das Stomodaeum auf die Magenzipfel getrieben werden und dort liegen bleiben. Von hier können

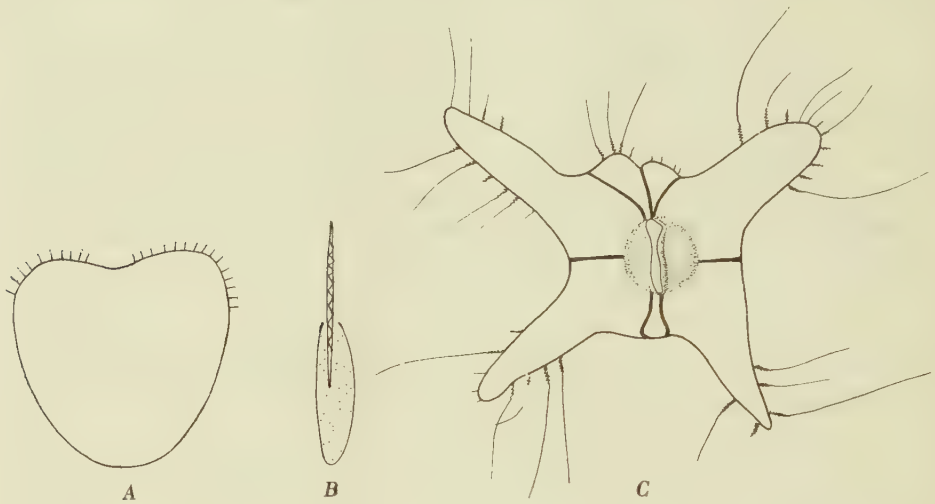


Fig. 33. *Synarachnactis bournei*. *A* Junge Larve mit Nematocysten oral. Vergr. ca. 100 ×. *B* Unreifes, geplatztes *b*-Mastigophor. Vergr. ca. 2000 ×. Weiteres siehe im Text. *C* Larve, entsprechend dem Cerinula-Stadium. Reife Mastigophoren devaginieren in grosser Anzahl vor allem von den Tentakelspitzen. Vergr. ca. 60 ×.

die Karminkörner nach einiger Zeit durch das Stomodaeum und den Mund herausbefördert werden, ohne dass sich die Bewegungsrichtung der Flimmerhaare im Stomodaeum und am Mundkegel ändert. In derselben Weise werden unverdauliche Reste nach einer normalen Nahrungsaufnahme ausgeschieden. Die Magenzipfel, die nun wie der ganze Larvenkörper Kontraktionsfähigkeit besitzen, nähern sich einander, und die Körner werden, in Schleim eingebettet, herausgepresst. Zweifellos nehmen die Larven auch in diesem Stadium Nahrungsteilchen hauptsächlich mit Hilfe der Flimmerströme auf. Indes beginnen die Nematocysten funktionsfähig zu werden. Einzelne Mastigophoren des Mundkegels, des Stomodaeums und der Tentakel können zum Devaginieren gebracht werden. Die Larven haben jedoch allem Anschein nach noch zu kurze Tentakel, um mit grösserem Erfolg Zooplankton fangen zu können.

Bei Stadium III (7 Tentakel), wo die ältesten Tentakel ca. 1 mm lang sind, devaginieren zahlreiche Mastigophoren von den Tentakeln — am zahlreichsten von den vier längsten — sowohl bei Anbieten von Beute als bei Einwirkung schwacher Säuren. Vgl. Textfig. 33 *C*. Ausser von den Tentakeln devaginieren Mastigophoren vom Mundfeld und Stomodaeum, dagegen in sehr geringem Umfang vom übrigen Larvenkörper.

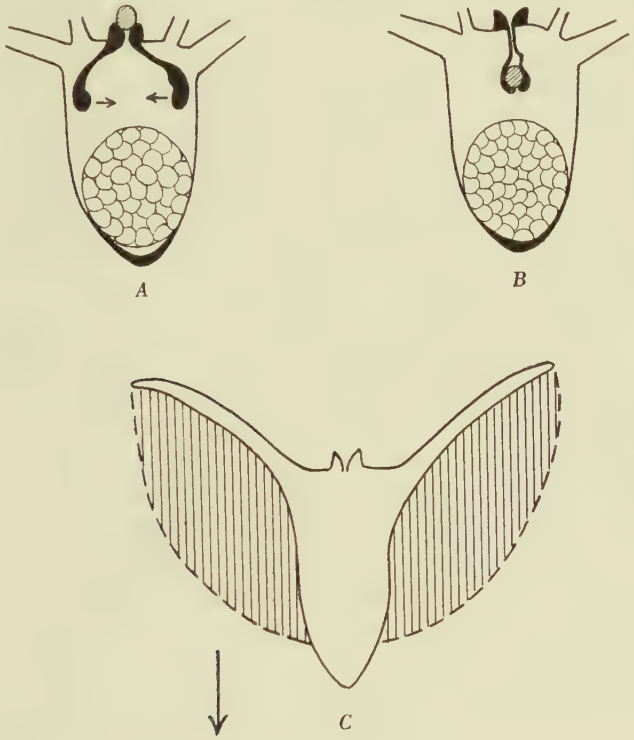


Fig. 34. *Synarachnactis bournei*. *A—B* Bewegung der Magenzipfel bei der Nahrungsaufnahme. Aboral ein Ball von vakuolisierten Zellen. *C* Das gestrichelte Gebiet bezeichnet das Fangbereich der rückwärtsschwimmenden Larve für Planktonten, z. B. Copepoden. Vergr. ca. 20 ×.

Mit Hilfe der Tentakel und der an diesen befindlichen Mastigophoren fangen nun die Larven ohne Schwierigkeit Zooplanktonten. Schon bei früheren Stadien wird der Raum des Gastrocoels durch die Zellenabstossung im aboralen Entoderm eingeschränkt. Allmählich werden Gruppen dieser Zellen vom Entoderm freigemacht und rotieren als runde Bälle im Gastrocoel. Die Anwesenheit dieser rotierenden Zellen, die noch, wenn die Larven mit sieben Tentakeln versehen sind, den aus Textfig. 34 *A* ersichtlichen Umfang haben können, hindert indes keineswegs die Nahrungsaufnahme von aussen.

Die von den Tentakeln gefangene Nahrung wird durch das Stomodaeum befördert und an dessen unterer Mündung von den Magenzipfeln umschlossen. Diese werden nach der Mündung des Stomodaeums geführt, sobald Nahrung auf dem Wege durch letzteres ist. Vgl. Textfig. 34. Erst wenn die Verdauung beendigt ist und eventuelle unverdauliche Reste (z. B. Skeletteile von Copepoden, Borsten von Polychaetenlarven) teilweise mit Hilfe der Magenzipfel durch den Mund ausgeschieden sind, trennen sich die Magenzipfel und nehmen wieder die Lage ein, die sie auf Textfig. 34 *A* haben.

Die Mastigophoren sind die einzigen Nesselzellen, welche Bedeutung beim Nahrungsfang zu haben scheinen. Auf Textfig. 7 sind zwei Mastigophoren (ein devaginierter und ein nicht devaginierter) von den Tentakeln einer Larve in Stadium III abgebildet. Diese Nesselzellen befähigen die Larve, zu einer Diät überzugehen, die unter anderm aus Nauplii, Copepoditenstadien, Copepoden und Polychaetenlarven besteht. Siehe Taf. 7, Fig. 1.

Die Larven schwimmen mit dem Aboralpol voran und strecken dabei die Randtentakel nach der Seite (Textfig. 34 *C*). Wenn bei der Rückwärtsbewegung der Larven Beute von vorn mit einem Tentakel in Berührung kommt, devaginieren einige Mastigophoren, und die Tentakelkrone schliesst sich um die Beute. Einige Tentakel biegen sich nach dem Mundkegel hinab. Es ist erstaunlich, mit welcher Geschicklichkeit die Larven Beute fangen, die in das auf Textfig. 34 *C* gestrichelte Gebiet gelangt. Kommt ein Copepode mit der Aussenseite eines Tentakels oder dem Ektoderm des Larvenkörpers in Berührung, so biegt sich ein Tentakel blitzschnell nach dem Aboralende der Larve zurück. Durch Devagination einer Anzahl Mastigophoren wird der Copepode gelähmt. Er wird hinreichend am Tentakel befestigt, um haften zu bleiben, wenn das Tentakel im nächsten Augenblick nach vorn zum Mundkegel geführt wird. Die Beute wird am Tentakel teils durch Nesselzellen befestigt, deren Kapsel im Tentakelektoderm verbleibt, während der Faden in der Beute steckt, teils durch Schleim der Schleimzellen, die zwischen den Nematocysten verstreut sind.

Die letztgenannte Fangart mit dem Fanggebiet hinter der Tentakelkrone scheint die effektivste zu sein, wenn es sich um so bewegliche Planktonten wie Copepoden handelt. Dieselbe Fangweise findet man auch bei älteren planktonischen Larven (Stadium IV und V). Vgl. Taf. 7, Fig. 1.

Nach der Festsetzung fangen die Larven ebenso wie die ausgewachsenen Tiere in grossem Umfang Plankton, unter anderm Copepoden. Das Fanggebiet hinter den Tentakeln spielt nun natürlich eine unbedeutende Rolle.

Pachycerianthus multiplicatus.

Das *Pachycerianthus*-Ei ist bedeutend reicher an Deutoplasma als das Ei von *Cerianthus*. Bei der Entodermbildung wird der Hauptteil des Deutoplasmas in das Gastrocoel überführt. Dieses kann mit Dotter gefüllt sein. Die Gastrula nimmt keine Nahrung von aussen auf. Auch nach der Stomodaeumbildung und der Streckung des Larvenkörpers, wodurch die Larve grosse Ähnlichkeit mit einer Aktinienplanula bekommt, erfolgt gewöhnlich keine Nahrungsaufnahme aus dem umgebenden Wasser. Im Gastrocoel findet sich noch reichlich Nahrung. In der kurzen Zeit — einige Tage —, während welcher die Larve ein umherschwimmendes Leben führt, scheint auch Nahrungszufuhr von aussen überflüssig zu sein. Noch nach der Festsetzung enthält das Gastrocoel reichlich Deutoplasma. Das Ektoderm wächst stark, neue Nematocysten und Muskelfasern werden angelegt, bevor irgendwelche Nahrungsaufnahme von aussen konstatiert werden kann. Die *Pachycerianthus*-Larve kann sich in Versuchsaquarien, wo der Boden steril und das Wasser filtriert ist, dank der reichlichen, im Gastrocoel enthaltenen Nahrung festsetzen und mit der Anlegung von Tentakeln und Mesenterien beginnen.

Wenn Mundtentakel angelegt werden, ist die Nahrung im Gastrocoel verbraucht. Die Randtentakel haben nun reichlich Nesselzellen (*b*-Mastigophoren; vgl. *Cerianthus*). Der Nahrungsfang geschieht in derselben Weise wie bei festsitzenden *Cerianthus*-Larven.

Es erwies sich als möglich, Wachstum festsitzender *Pachycerianthus*-Larven auch ohne Zugang zu Planktonten zu erreichen. In einigen Fällen, wo das Bodensubstrat aus Lehm von einem Fundort für *Pachycerianthus* bestand, fand ich kleine Nematoden im Gastrocoel. Diese waren mit Hilfe der Tentakel aus der obersten Schicht des Bodensubstrats gefangen worden, wo junge Nematoden vorkamen. Bei Larven, die zwei Monate keinen Zugang zu Plankton gehabt hatten, wurde Detritus im Gastrocoel angetroffen. Das Bodensubstrat war reich an Detritus. Die Tentakel, deren Schleimzellen bei Berührung ihre Produkte abgeben, wurden in die Detritusschicht getaucht und nach dem Stomodaeum geführt. Die Detritusteilchen wurden dann von Flimmerströmen durch das Stomodaeum weiterbefördert. Diese Larven wuchsen, obgleich ihnen keine andere Nahrung zur Verfügung stand als die, welche das Bodensubstrat enthielt. Vgl. Textfig. 20 *k*.

Der Detritusfang dieser *Pachycerianthus*-Larven erinnerte stark an den Nahrungsfang, den man bei *Doliolaria*-Larven beobachten kann, die auf weichen Boden gesetzt werden.

Sagartia troglodytes.

Nahrungsaufnahme durch Flimmerströme scheint aus Phytoplankton stattfinden zu können. Dies gilt für die fertige Planula-Larve. Ältere Stadien sind Planktonfänger mit Hilfe der Tentakel und der an diesen befindlichen Nesselzellen. Vgl. *Cerianthus lloydii.*

5. Einheits- und Zwillingsbildungen.

Einheits- und Zwillingsbildungen werden zuweilen in der embryologischen Coelenteratenliteratur erwähnt. Bei der Meduse *Mitrocoma annae* Häck. fand Metschnikoff (1886) Verschmelzungen von zwei und sogar drei Blastulae. Er sagt hierüber (S. 52): »... bald jedoch gewann ich die Überzeugung, dass die zusammengeschmolzenen Embryonen sich weiter entwickelten und eigenthümliche, später zu beschreibende hypertrophische Larven lieferten«. In der späteren Literatur spricht Gemmill (1920, S. 366) bei *Adamsia palliata* (Bohad.) von unregelmässigen Zwillingsbildungen. Über die Entstehung und weitere Entwicklung derselben teilt er nichts Näheres mit. Bei der Aktinie *Adamsia palliata* sind die Eier leichter als Wasser und halten sich während der Entwicklung schwebend.

Bei *Sagartia troglodytes* dagegen liegen die Eier während der Entwicklung auf dem Boden, und es kommen recht häufig Verschmelzungen von Eiern vor. Bei Versuchen in Aquarien können umfangreiche Eierverschmelzungen stattfinden, namentlich wenn die Temperatur einige Grad über 17° erhöht wird. Eine grosse Anzahl Eier können dann verschmelzen und monströse Entwicklungsstadien bilden, welche umherschwimmen. Bei diesen Gebilden tritt nämlich Entodermbildung und Bewimperung ein. Indes haben diese Larvenkomplexe nur eine beschränkte Lebensdauer, da ihre Festsetzung im allgemeinen unmöglich ist.

Wenn sich die Verschmelzung nur über eine geringe Anzahl Eier erstreckt, können dagegen entwicklungsfähige Larven enstehen (Taf. 11, Fig. 8). Am gewöhnlichsten ist Verschmelzung von zwei Eiern. Von diesen diovogonischen Embryonen (vgl. Nusbaum und Oxner, 1913, *Lineus ruber*) interessieren uns zwei oft vorkommende Typen.

Bei dem einen entstehen Zwillingsbildungen, die sich zu freischwimmenden Stadien entwickeln, bei denen aber gewisse Störungen im Zusammenhang mit der weiteren Entwicklung des Entoderms auftreten. Diesen Typus zeigt Textfig. 35. Die Invagination erfolgt hier von zwei entgegengesetzten Seiten, d. h. die Eiachsen liegen in gerader Linie, und die Animalpole stossen zusammen.

Nicht nur aus zwei Eiern können diese Doppelgebilde hervorgehen. Werden zwei Blastulae unter denselben Voraussetzungen aneinander ge-

presst, so erhält man denselben Typus von Zwillingsbildung. Vgl. METSCHNIKOFFS Untersuchungen an Medusen (1886, S. 51).

Der zweite Typus ist von grösserem Interesse, weil hier nicht bloss eine freischwimmende Larve entsteht, sondern die weitere Entwicklung auch in ziemlich normaler Weise verläuft. Nach dem Umherschwimmen der Larve findet beispielsweise Festsetzung statt. In diesem Fall sind nach Reduktionsteilung und Befruchtung allem Anschein nach zwei Eier

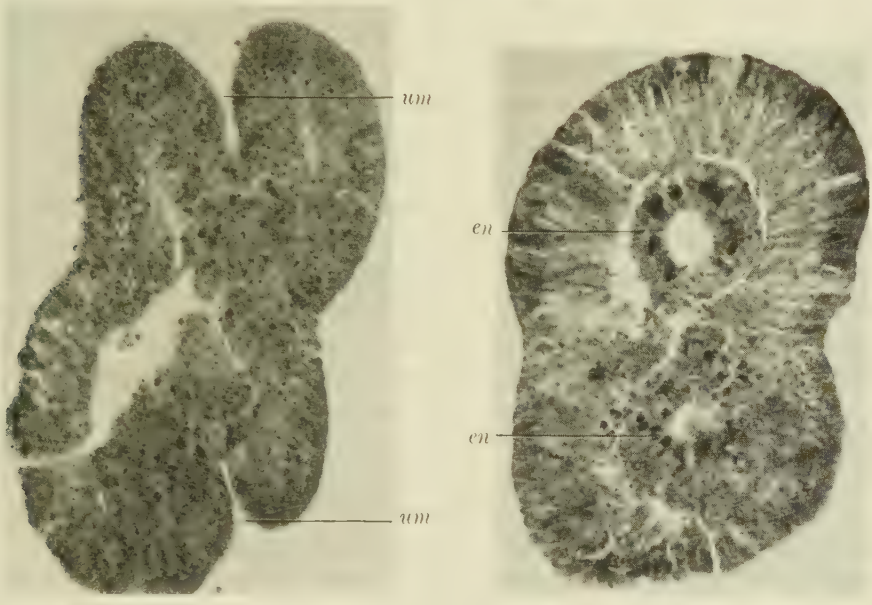


Fig. 35. *Sagartia troglodytes.* Schnitte durch diovogonische Embryonen. *A* Invagination von zwei Seiten. *B* Doppelter Urdarm; *en* Entoderm, *um* Urmund. Vergr. 500 ×.

in der Weise verschmolzen, dass die Eiachsen parallel stehen und die animalen Pole der Eier nach derselben Seite gerichtet sind. Aus den beiden verschmolzenen Eiern kann hier ein Embryo entstehen, welcher doppelt so gross ist wie ein normaler Embryo.

In einigen von mir beobachteten Fällen, wo die Entwicklung dem zuletzt beschriebenen Typus entsprach, folgten in jedem der beiden Eier zwei Kernteilungen aufeinander, bevor sich das Cytoplasma mit seinen Einschlüssen gefurcht hatte. Hier wird also direkt ein 8-zelliges Stadium gebildet. Die Zellgrösse eines solchen 8-zelligen Stadiums ist ungefähr doppelt so gross wie bei einem normalen 8-zelligen Stadium. Während der fortgesetzten Entwicklung nimmt der Unterschied in der Zellgrösse sukzessiv ab. Es entsteht eine Blastula mit geräumigem Blastocoel. Allmählich beginnt die Entodermbildung in Form einer Invagination,

die der bei normalen Embryonen beschriebenen gleicht. Taf. 13, Fig. 3 und 5 zeigen den Invaginationsprozess bei einem normalen (Fig. 3) und bei einem diovogonischen Embryo (Fig. 5).

Diese diovogonischen Embryonen liefern grosse Larven mit normalem Flimmerkleid. Bei normalen Larven findet sich aboral ein verstärkter Wimpernbüschel mit 5—6 Cilien. Dieser fällt wie bei den Normallarven bei der Festsetzung ab, welche stattfindet, nachdem die Larven 4—5 Tage umhergeschwommen sind.

Untersucht man Plankton während der Laichzeit von *Sagartia troglodytes*, so findet man Planula-Larven mit dem charakteristischen aboralen Wimpernbüschel. Die Grössenvariation dieser Planula-Larven ist auffallend und allzu gross, als dass man sie durch die Variation der Eigrösse erklären könnte. Kommen vielleicht die soeben beschriebenen grossen Larven, die sich aus einem Riesenei entwickelt haben, das aus zwei verschmolzenen befruchteten Eiern besteht, in der freien Natur vor?

Ausser der Gattung *Sagartia* hat, soviel man weiss, nur *Metridium* Larven mit einem gleichartigen aboralen Büschel verlängerter Wimpern (Carlgren, 1906; Gemmill, 1920). Im Gullmargebiet fiel in zwei aufeinanderfolgenden Jahren bei keinen anderen Sagartiiden, auch nicht bei *Metridium*, die Laichzeit mit der von *Sagartia troglodytes* zusammen. Im übrigen haben die Eier auch bei diesen Arten eine solche Grösse, dass die grossen Planula-Larven, um die es sich hier handelt, kaum aus Normaleiern dieser Arten hervorgegangen sein können. Die Eier sind ungefähr ebenso gross wie bei *Sagartia troglodytes*. *Sagartiogeton undatus* und *Sagartiogeton laceratus* ihrerseits haben reife Eier später als *Sagartia troglodytes*. Es ist möglich, dass die grossen Larven aus verschmolzenen Eiern auch in der Natur vorkommen, wo ja die Eier auch am Boden abgelegt werden und deshalb gute Möglichkeiten zur Verschmelzung haben müssen.

Volle Gewissheit in diesem Punkt kann man indes erst erlangen, wenn es gelingt, diese Planulae von doppelter Grösse aus dem Plankton zu festsitzenden Formen mit ausgebildeten Artmerkmalen emporzuzüchten.

Bei den Echinodermen sind Rieseneier und Keimverschmelzungen sorgfältig untersucht worden (Boveri, Bierens de Haan, Driesch, Herbst, Hörstadius, J. Runnström u. a.). Vgl. Schleip, 1929.

Sog. primäre Einheitsbildungen haben Boveri und Driesch bei *Sphaerechinus* und *Parechinus* studiert (Referat bei Schleip, S. 484 ff.). Aus ihren Untersuchungen geht unter anderm hervor, dass Rieseneinheitslarven am zahlreichsten in Material sind, welches wirkliche Rieseneier enthält, d. h. Eier — doppelt so gross wie Normaleier —, die durch Verschmelzung von zwei Oocyten in den Ovarien entstanden sind. Die Verschmelzung ist entweder erfolgt, bevor sich die Hauptrichtungen der

Polarität ausgebildet hatten, oder auch mit parallelgestellten Achsen der Oocyten.

Bei *Sagartia troglodytes* konnte ich Verschmelzungen von Eiern bloss ausserhalb des Ovariums beobachten. Bei diesen Verschmelzungen ist die Reduktionsteilung bereits eingetreten, und die Hauptrichtungen des Eies müssen zu dieser Zeit als fest angesehen werden. Riesenlarven sind bei *Sagartia* aus zwei befruchteten Eiern entstanden, die mit parallelen Achsen verschmolzen. Dies sind keine Rieseneier in Boveris Sinne. Die Furchung kann beginnen, bevor die beiden Eier eine Einheit bilden. Die Grenze zwischen den Eiern ist bisweilen während der ersten Furchungen erkennbar.

Dass Verschmelzungen befruchteter Eier in grossem Umfang in anderer Weise als mit parallelgestellten Achsen erfolgen, zeigt die grosse Anzahl unvollkommener Zwillingsbildungen.

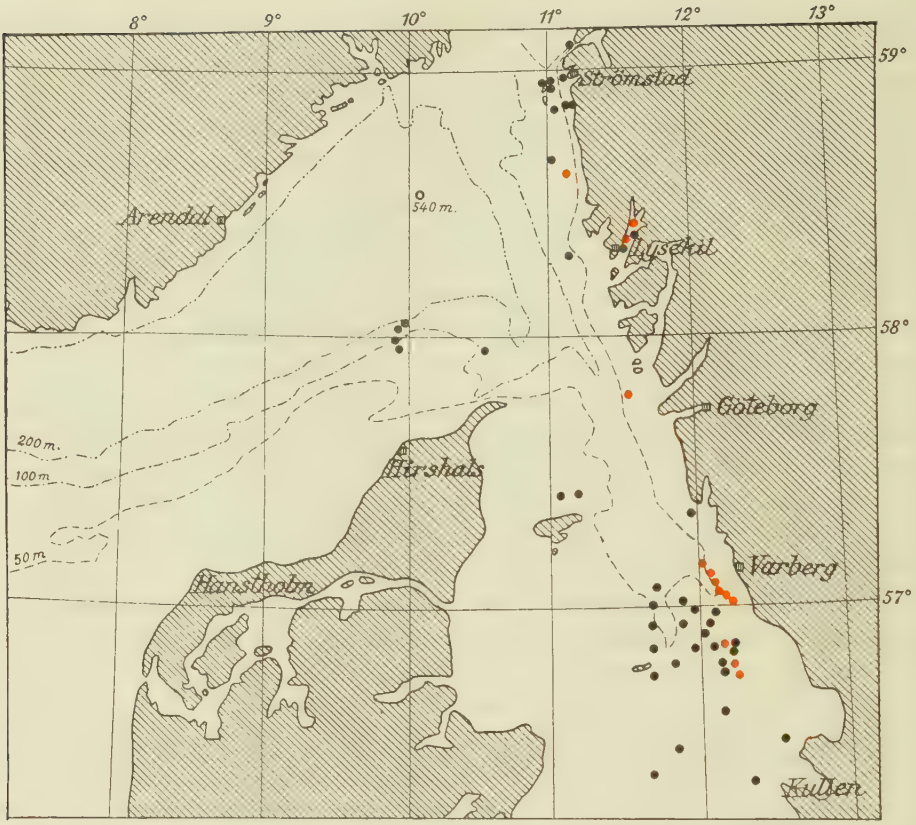
Bei den untersuchten Ceriantharien, deren Eier während der Entwicklung schweben, wurden keine entsprechenden Erscheinungen wahrgenommen.

Einige Versuche über das Regulationsvermögen des *Sagartia*-Eies deuten darauf hin, dass das Regulationsvermögen unvollständig ist. Die Frage erheischt jedoch weitere spezielle Behandlung.

6. Verbreitung. Larventypen. Das Arachnactis-albida-Problem.

Längs der schwedischen Westküste ist *Cerianthus lloydii* auf Lehmböden von wechselnder Tiefe verbreitet. Aus Funden, die auf Karte 1 eingetragen sind, ergibt sich, dass die Art zahlreich im Kattegatt und relativ häufig im inneren Randgebiet des Skageraks vorkommt. Das Gebiet nördlich von Skagen ist reich an *Cerianthus lloydii* in 50—100 m Tiefe. Dagegen weist das Tiefengebiet des Skageraks keine sicheren Funde von *Cerianthus lloydii* auf. Der offene Ring auf der Karte, welcher eine Örtlichkeit in 540 m Tiefe angibt, kann möglicherweise ein Fundort für *Cerianthus lloydii* sein. Hier erhielt ich nämlich eine Ceriantharienröhre, deren Wand eine grosse Anzahl Atrichen von der Grössenordnung enthielt, welche in Röhren von *Cerianthus lloydii* gewöhnlich ist.

Im Gebiet des Gullmarfjords, welches wohl als das am besten untersuchte unserer marinen Fauna anzusehen ist, findet sich *Cerianthus lloydii* auf mehreren Böden, sowohl solchen mit Lehm als solchen mit Sand. In guter Übereinstimmung hiermit findet sich auch die Larve von *Cerianthus lloydii* während ihres Planktonstadiums in grossen Teilen des Fjords. Am zahlreichsten scheinen jedoch die *Synarachnactis*-Larven im äusseren Teil des Fjordes zu sein. Ausserhalb der Fjordschwelle erhält man während der Frühjahrsmonate *Synarachnactis bournei* ziemlich



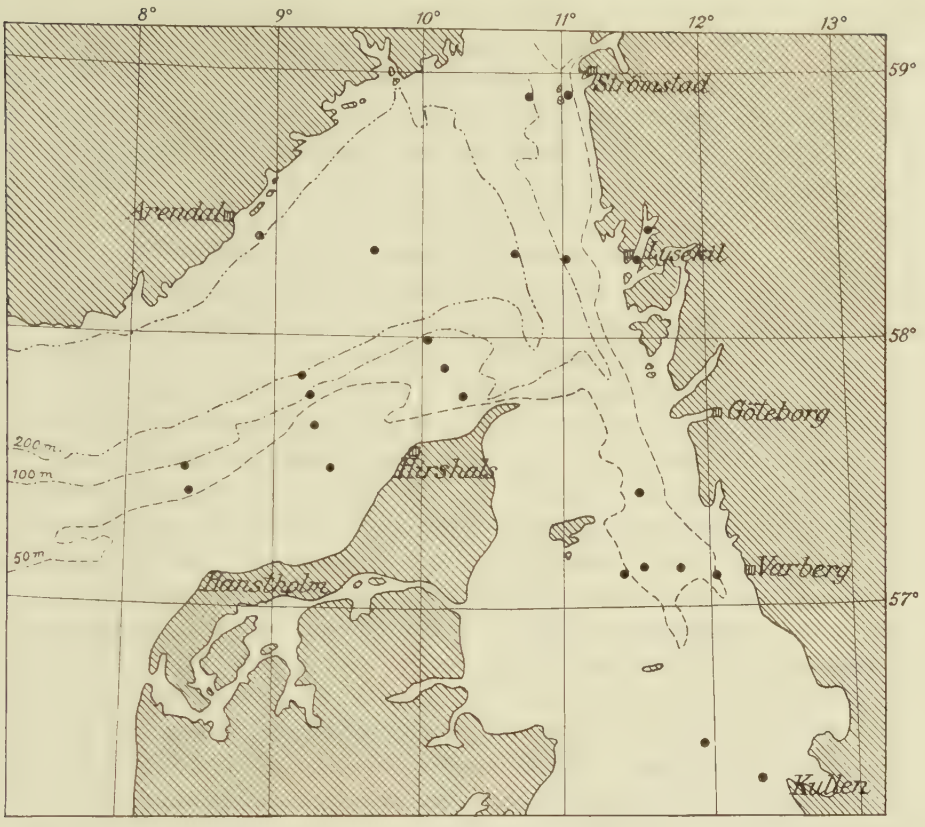
Karte 1. Verbreitung sedentärer Ceriantharien im Skagerak und Kattegatt.
- ● *Cerianthus lloydii.*
  Pachycerianthus multiplicatus.
- ○ Ceriantharien-Röhren, wahrscheinlich von *Cerianthus lloydii.*

(Kattegatt-Funde mit Erlaubnis des Naturhistorischen Museums in Gotenburg.)

zahlreich. Dasselbe gilt für das ganze Gebiet längs der Küste. In vielen Planktonfängen aus den tieferen Teilen des Skageraks findet man dagegen *Synarachnactis bournei* seltener. Vgl. Karte 1 und 2.

Im Kattegatt und Skagerak sind die Fundorte für *Pachycerianthus multiplicatus* bedeutend weniger zahlreich als die für *Cerianthus lloydii.* Von diesen beiden Meeresgebieten kommt eigentlich nur das Kattegatt (flacher Lehmboden vor Varberg) für *Pachycerianthus* in Frage. Auch im Gebiet des Gullmarfjords hat *Pachycerianthus* eine bedeutend beschränktere Verbreitung als *Cerianthus lloydii.* Ausserhalb des Gebietes der Karte ist *Pachycerianthus* vom Drontheimfjord bekannt.

Alle Ceriantharienlarven lassen sich von einer gemeinsamen Form herleiten, durch welche sie hindurchgehen, wie verschieden auch später



Karte 2. *Synarachnactis bournei* (= Larven von *Cerianthus lloydii*) im Plankton des Skageraks und Kattegatts.

ihr Aussehen sein mag. Diese gemeinsame Larvenform ist von VAN BENEDEN als Cerinula bezeichnet worden. Vgl. CARLGREN, 1906, S. 68.

Der Literatur zufolge findet das planktonische Leben der Cerianthariern niemals im Cerinula-Stadium seinen Abschluss. Im allgemeinen entwickeln sich während des planktonischen Stadiums über die Cerinula-Organisation hinaus neue Mesenterien und Tentakel im Neubildungsfach. Die Mesenterien werden paarweise angelegt und behalten im Gegensatz zu Zoantharien und Aktiniarien diese Stellung.

Dies ist von mehreren Cerianthariern, z. B. *Arachnactis brachiolata* und *Cerianthus membranaceus*, bekannt. Wir haben oben gesehen, dass *Cerianthus lloydii* einen Larventypus aufweist, der in grossen Zügen mit dem von *Cerianthus membranaceus* übereinstimmt, d. h. die Cerinula-Larve ist ein Stadium der planktonischen Entwicklungsform. Das Vorkommen einer Mehrzahl verschiedener Arten unter den planktonischen Larven hat die Cerianthariforscher früh veranlasst, nach einem Zusammenhang zwischen

bekannten Planktonlarven und beschriebenen benthalen Bodenformen zu suchen. Die Larve von *Cerianthus lloydii* ist, wie im Speziellen Teil (S. 119) festgestellt wurde, identisch mit der lange bekannten planktonischen Ceriantharienlarve *Synarachnactis bournei*. VAN BENEDENS Vermutung, die sich auf die Übereinstimmung in der geographischen Verbreitung zwischen *Cerianthus lloydii* und *Synarachnactis bournei* gründet, hat sich als richtig erwiesen.

Dieses Streben hat leider nicht immer zu überzeugenden Resultaten geführt. Es ist vorgekommen, dass man planktonische Formen ohne einleuchtende Begründung mit Benthalformen in Verbindung gebracht hat. Unter den nordischen Ceriantharien hat man sich für die von CARLGREN beschriebene Benthalform *Pachycerianthus multiplicatus* interessiert. Diese Art, welche, wie Karte 1 zeigt, ein stark begrenztes Verbreitungsgebiet hat, ist von CARLGREN im Zusammenhang mit der schon 1846 von SARS beschriebenen *Arachnactis albida* besprochen worden. *Arachnactis albida*, Nordeuropas grösste planktonische Ceriantharie, hat ein ausgesprochen jahreszeitlich gebundenes Auftreten. Sie gehört im Anfang des Sommers dem Oberflächenplankton der Nordsee an. Ihr Hauptverbreitungsgebiet liegt um die Färöer und die Shetlandinseln. Vgl. PAX, 1934. Die gefangenen Larven haben gewöhnlich das Cerinula-Stadium weit überschritten. Sie können sogar im Spätsommer und Herbst 15—18 Randtentakel und ca. 20 angelegte Mesenterien haben. In diesen Mesenterien kann man sowohl Oocyten als Hodenfollikel antreffen. Im Winter fehlt *Arachnactis albida* im Plankton der Nordsee, kann aber planktonisch im Atlantischen Ozean in 1000 m Tiefe gefunden werden und tritt dann im nächsten Frühjahr, nun in Form junger Stadien, wieder im Oberflächenplankton auf.

Diese Larvenform ist nach Angaben in der Literatur einigemal an der schwedischen Westküste gefangen worden. Offenbar handelt es sich jedoch bei einigen dieser angeblichen Funde von *Arachnactis albida* in Wirklichkeit um *Synarachnactis bournei*. Vgl. PAX, 1934, III e, S. 14 und CARLGREN, 1906, S. 12.

CARLGREN schrieb 1906 (S. 12) über die eventuelle Bodenform von *Arachnactis albida:* »Die Cerianthusart, zu der *Arachnactis albida* ein Larvenstadium ist, glaube ich auch mit ziemlicher Sicherheit gefunden zu haben. Es ist eine riesige Form, die in dem Dronthjemsfjord wie auch im Kattegatt angetroffen ist, und deren lange Tentakeln sehr an die von *Arachnactis albida* erinnern.« Die Ceriantharie, welche CARLGREN meint, ist *Pachycerianthus multiplicatus* Carlgr. In der Bearbeitung der auf der Ingolf-Expedition gefangenen Ceriantharien spricht CARLGREN (1912) die Vermutung aus, dass *Arachnactis albida* die Jugendform einer andern nordischen benthalen Ceriantharie, nämlich *Arachnanthus sarsi*

ist. Dieser Hypothese schliesst sich auch Leloup (1931) in einer Arbeit an, welche die Ceriantharien der südlichen Nordsee behandelt. Recht eigentümlich ist es, dass in demselben Jahr, in dem Leloup Carlgrens Ansicht zu der seinen macht, dieser selbst seine Zweifel über die wirkliche Stellung von *Arachnactis albida* äussert. Er schreibt (1931, S. 10): »It is now clear that *A. albida*, although rather nearly related to *Arachnanthus*, is not identical with this species.«

Wir sehen also, dass die Ansichten über die Bodenform von *Arachnactis albida* stark gewechselt haben. Aus Kap. III des Speziellen Teils geht hervor, dass *Arachnactis albida* jedenfalls in keinem Zusammenhang mit *Pachycerianthus* steht. Für den Zusammenhang zwischen *Arachnactis albida* und *Pachycerianthus* konnte sich Carlgren nicht auf gute Übereinstimmung in der Verbreitung zwischen der planktonischen und der benthalen Form berufen, wie es van Beneden im Falle *Cerianthus lloydii* — *Synarachnactis bournei* konnte.

Da der Bestand an *Pachycerianthus* auf Lehmböden des Kattegatts in etwa 50 m Tiefe bedeutend ist, hätte man *Arachnactis albida* in reichlicher Menge im Plankton des Kattegatts finden müssen. Die Wahrscheinlichkeit für den vermuteten Zusammenhang zwischen *Pachycerianthus multiplicatus* und *Arachnactis albida* scheint also von vornherein gering gewesen zu sein.

Wie aus dem Speziellen Teil, Kap. III, hervorgeht, tritt uns bei *Pachycerianthus* ein Entwicklungstypus entgegen, den man bei den Ceriantharien nicht erwartet. Die Anzahl der beschriebenen planktonischen Formen ist grösser als die der benthalen. Deshalb glaubte man, man brauche ausschliesslich mit den bekannten planktonischen Larven zu arbeiten. Das *Pachycerianthus*-Ei mit seinem enormen Deutoplasmareichtum liefert nach Totalfurchung eine schwimmende Gastrula, die nach ein paar Tagen äusserlich das typische Aussehen der Aktinienlarve angenommen hat. Diese konische, dotterreiche Larve lebt kurze Zeit, im allgemeinen 2—4 Tage, im freien Wasser, bevor sie sich in den Lehmboden einbohrt. Die Behauptung, dass die Ceriantharienlarve erst in die Benthalform übergeht, nachdem sie ein Cerinula-Stadium durchlaufen hat, trifft also für *Pachycerianthus* nicht zu. Es erscheint wahrscheinlich, dass ein gewisser Zusammenhang zwischen dem Dotterreichtum des Eies und dem Larventypus besteht. Von anderen Tiergruppen kennt man Fälle, wo eine mehr direkte Entwicklung bei Arten mit besonders dotterreichen Eiern vorkommt, während nahestehende Arten derselben Gattung Larven mit langem Planktonleben haben können. Vgl. z. B. Echinodermen.

Wir haben also gefunden, dass bei den Ceriantharien zwei Entwicklungstypen vorkommen. Der erste, wohlbekannt durch frühere Unter-

suchungen und unter den nordischen Ceriantharien vertreten durch *Synarachnactis bournei*, ist durch ein mehrere Monate langes planktonisches Leben gekennzeichnet, während dessen die Larven eine Zeitlang die für alle Ceriantharien typische Cerinula-Organisation besitzen. Der zweite Entwicklungstypus, bis jetzt nur bei *Pachycerianthus multiplicatus* bekannt, ist durch das äusserst kurze freischwimmende Stadium charakterisiert. Zur Zeit der Festsetzung hat bei der *Pachycerianthus*-Larve noch keine Anlegung von Tentakeln und Mesenterien stattgefunden. Erst nach einem Benthalleben von 1—2 Monaten hat die Larve, was Tentakel und Mesenterien betrifft, eine Organisation erreicht, die der der Cerinula-Larve gleichgestellt werden kann.

Es ist selbstverständlich, dass ein Larventypus wie die *Pachycerianthus*-Larve mit ihrem kurzen freischwimmenden Stadium, welches so kurz ist, dass es sehr schwierig ist, die Larven beim Planktonfang an den natürlichen Laichstellen oberhalb des Bodens zu bekommen, äusserst begrenzte Verbreitungsmöglichkeiten hat. Ganz im Einklang hiermit findet man im Gebiet des Gullmarfjords *Pachycerianthus* an bedeutend weniger Orten als *Cerianthus lloydii* mit seiner mehrere Monate lebenden planktonischen Larve. Hinsichtlich der Verbreitung können die *Pachycerianthus*-Larven offenbar verschiedenen Aktinienlarven gleichgestellt werden. Bei diesen dauert jedoch das freischwimmende Stadium im allgemeinen 7—8 Tage. Vgl. *Sagartia*.

Im Mittelmeer finden sich Arten der Gattung *Pachycerianthus* mit dotterreichen Eiern. Es ist nicht ausgeschlossen, dass man bei anderen Ceriantharien mit nahrungsreichen Eiern einen gleichartigen Entwicklungstypus antreffen könnte wie den, welchen wir bei *Pachycerianthus multiplicatus* festgestellt haben. Die reiche Ceriantharienfauna des Mittelmeers muss gute Möglichkeiten bieten, unsere Kenntnis der Entwicklungsbiologie der Ceriantharien zu erweitern.

Für die oben besprochene Larve von *Arachnactis albida* ist offenbar noch immer keine benthale Form bekannt. Soweit ich sehen kann, ist es gegenwärtig unmöglich, auf Grund von Verbreitungsübereinstimmungen zwischen Planktonform und Benthalform zu entscheiden, wohin *Arachnactis* zu rechnen ist. Wie oben bemerkt wurde und wie Bourne (1919) durch eingehende Untersuchungen konstatiert hat, besitzt *Arachnactis albida* im Herbst in ihren Mesenterien Geschlechtsprodukte, deren Entwicklung recht weit fortgeschritten ist. Es ist, wie Bourne auch andeutet, keineswegs ausgeschlossen, dass wir in *Arachnactis albida* eine Ceriantharienform haben, die überhaupt keine Benthalform besitzt. Vgl. jedoch Carlgren, 1931, S. 20. Der Entwicklungszyklus würde nach diesem Gedankengang hier also ein Jahr umfassen. Nach Abgabe der Geschlechtsprodukte im Herbst würde *Arachnactis albida* sterben. Die

Entwicklung der Eier würde hiernach im Winter stattfinden, und aus den Eiern würden im nächsten Frühjahr die jungen Larven von *Arachnactis albida* hervorgehen. Diese kurze Entwicklung würde in scharfem Gegensatz zu dem Entwicklungszyklus der übrigen Ceriantharien stehen, der sich vermutlich über mehrere Jahrzehnte erstreckt. Vgl. die Aktinien. Untersuchungen über *Arachnactis albida* wären äusserst erwünscht. Sollte sich ergeben, dass der Entwicklungszyklus den oben skizzierten Verlauf hat, so würde *Arachnactis albida* einen dritten entwicklungsbiologischen Typus der Ceriantharien repräsentieren. Dieser Entwicklungstypus würde also durch Paedogenese charakterisiert sein. Es sei hier daran erinnert, dass auch von den Küsten Brasiliens *Arachnactis*-Larven bekannt sind, in deren Mesenterien Geschlechtszellen angetroffen werden (z. B. *Oractis brasiliensis*; VAN BENEDEN, 1898). *Arachnactis albida* und ihre Entwicklungsbiologie ist indes eine noch offene Frage.

Die angestrebte Balance zwischen den von den Systematikern zahlreich beschriebenen planktonischen Ceriantharienlarven einerseits und den bekannten sessilen Ceriantharien andererseits scheint unter allen Umständen nicht durch das Vorkommen des Larventypus verbessert zu werden, der, wie wir gefunden haben, bei *Pachycerianthus multiplicatus* vertreten ist. Stellt sich heraus, dass es weniger Bodenformen gibt, mit denen bekannte *Arachnactis*-Larven in Verbindung gebracht werden können, so muss die Möglichkeit, dass es planktonische Ceriantharienlarven gibt, die keine Benthalformen besitzen, grösser werden.

Summary.

Ceriantharia.

The development of Ceriantharia is most incompletely known. KOWALEWSKY's investigation (1873) into *Cerianthus membranaceus* in the Mediterranean is the only one hitherto made into the early development of Ceriantharia. Owing to difficulties in getting sufficient embryonic material, he did not arrive at any quite satisfactory result. On the other hand, several scientists (VAN BENEDEN, BOVERI, CARLGREN, and others) have been working at planktonic larvae of Ceriantharia — larvae of *Arachnactis*. Very seldom have they succeeded in connecting described larval forms with known bottom forms. Therefore the larvae usually follow their own systematics.

The two Ceriantharia found on the Swedish West Coast, *Cerianthus lloydii* and *Pachycerianthus multiplicatus*, have here been subjected to an investigation into the embryonic development and eventual larval forms.

Cerianthus lloydii reproduces once a year (February—March). The

development takes place outside the female parent. Only after the completion of the reduction-division does fertilization set in. In the material that we have managed to get the cleavage has been superficial. A short time after eggs divided by reduction have appeared in the aquariums young gastrulae have been found in the bottom plankton from the natural spawning-places. After the stomodaeum and tentacles have been formed the larva proves to be *Synarachnactis bournei*. The gastrulae that have been reared in aquariums exhibit the same larval form. The identity between *Synarachnactis bournei* and the larvae of *Cerianthus lloydii* is proved. Cf. VAN BENEDEN, 1898. In the Skager Rak and the Kattegat as well as in the fjords of the West Coast the larvae of *Cerianthus lloydii* belong to the plankton fauna for 3—4 months. During the latter part of the plankton life they also appear in the upper strata of the water. In normal years the transition from a free-swimming life to a fixed life takes place in May and at the beginning of June.

Some attention to the development of *Pachycerianthus multiplicatus* has also been paid. CARLGREN supposed (1906) that *Arachnactis albida* — the big planktonic Ceriantharian frequently met with, inter alia, round the Faroe Islands — was a young form of *Pachycerianthus*. Later on (1912) CARLGREN supposed that *Arachnactis albida* belonged to *Arachnanthus sarsi* known from the Trondheim Fjord. Nor did CARLGREN (1931) consider the connection of *Arachnactis albida* with *Arachnanthus sarsi* to be tenable. Cf. also LELOUP, 1931.

The investigation into the biology of development of *Pachycerianthus* made by me shows, inter alia, that the cleavage of the eggs which are very rich in deutoplasma (0,75 mm in diameter) curiously enough is total and equal. Furthermore a pseudo-spiral blastomeres arrangement is fairly common. The blastula is a coelo-blastula, and the formation of the endoderm takes place during a long process of invagination. The round gastrula lengthens after some day. In the form of a cone-like larva resembling a planula the larva of *Pachycerianthus* swims about for a few days with the aboral pole in front before it screws itself down into the clay. At the fixation, which can take place about a week after the fertilization of the egg, tentacles and mesenteries have not yet been formed. One or two months after the fixation the organisation considered to be typical of all larvae of Ceriantharia during the free-swimming stage (Cerinula organisation) is reached by the larva of *Pachycerianthus*.

Thus *Pachycerianthus* with its big, totally cleaving eggs proves to be a direct developing type. Of course, the absence of the long plankton stage otherwise so usual with Ceriantharia reduces the possibilities of spreading of the species. It may be added here that, in contradistinc-

tion to known Ceriantharia, *Pachycerianthus* has several periods of fertilization in the year. Thus by clearing up the development of *Pachycerianthus* the problem of *Arachnactis albida* has not been solved. May be *Arachnactis albida* is an instance of paedogenesis of Ceriantharia. Cf. Bourne, 1919.

Actinia.

Sagartia troglodytes.

The species is separated on the Swedish West Coast. The spawning takes place there at the beginning of August. The spawning sets in with the shedding of sperms whereupon the females generally move in the direction of the males. When contact between the bases has been reached, the eggs are discharged, inter alia, from the raised lobes of the bases. After having been set free, the eggs are divided by meiosis. Fertilization generally takes place outside the gastral cavity. The eggs sink to the bottom where the development into a swimming larva takes place. After fertilization nucleus-divisions set in which can partially be followed on eggs by vital staining (a solution of brilliant cresyl blue). Not until 4 daughter nuclei are found in the egg does the formation of blastomeres as a rule begin. Further cleavages follow the orthoradial type. A few hours after fertilization the blastula lacking every trace of cilia has been formed. 15—16 hours after fertilization a gastrula round like a ball swims from the bottom. The development of the endoderm takes place through the invagination by a collection of round non-differentiated cells. The development of the stomodaeum of the swimming gastrula follows rapidly. Nematocysts are formed, and the larva takes a lengthened form, and gets aborally a number of elongated cilia. For some days the larva swims with the aboral end in front before the fixation takes place. During the free-swimming stage lasting for about a week the first mesenteries are formed practically syncronously. At the fixation the larva of *Sagartia* has an organisation corresponding to the so-called *Edwardsia* stage.

Literaturverzeichnis.

Abderhalden, E., 1933. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, 9: 5. Berlin u. Wien.

Agassiz, A., 1862. On Arachnactis brachiolata. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 9. Boston.

——, 1863. On Arachnactis brachiolata, a species of Floating Actinia found at Nahaut, Massachusetts. Journ. Boston Soc. Nat. Hist., 7. Boston.

——, 1873. Sur le développement des tentacules des Arachnactis et des Edwardsies. Arch. Zool. Exp. et Gén., 2. Paris.

Appellöf, A., 1900. Studien über Actinien-Entwicklung. Bergens Mus. Aarb. Bergen.

——, 1912. Über die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Verbreitung mariner Tierformen. Verh. des VIII. Intern. Zool.-Kongr. zu Graz 1910. Jena.

Beneden, E. van, 1891. Recherches sur le développement des Arachnactis. Contribution à la morphologie de Cérianthides. Arch. de Biol., 11. Paris.

——, 1898. Les Anthozoaires de la »Plankton-Expedition». Ergeb. d. Plankton-Exp., 2. Kiel u. Leipzig.

——, 1923. Travaux posthumes d'Edouard van Beneden sur les Cérianthaires. Arch. de Biol. Paris.

Berg, S. E., 1941. Die Entwicklung und Kolonie-Bildung bei Funiculina Quadrangularis (Pallas). Zool. Bidr., 20. Uppsala.

Bourne, G. C., 1919. Observation on Arachnactis albida, M. Sars. Quart. Journ. Micr. Sc., 64. London.

Boveri, Th., 1890. Über Entwicklung und Verwandtschaftsbeziehungen der Actinien. Zeitschr. wiss. Zool., 49. Leipzig.

——, 1901. Über die Polarität des Seeigeleies. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., 34. Würzburg.

Brauer, A., 1891. Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum. Zeitschr. wiss. Zool., 52. Leipzig.

Buchner, P., 1911. Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese. Arch.-Zellforsch., 6. Leipzig.

Busch, W., 1851. Beobachtung über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seetiere. Berlin.

Calabresi, E., 1927. Nuove larve di Ceriantarii. Mon. Zool. Ital. Firenze, 38. Siena.

——, 1928. Nuove larve di Ceriantarii. III. Nota preliminare. Ibid., 39.

Carlgren, O., 1892. Beiträge zur Kenntnis der Edwardsien. Öfvers. Kgl. Sv. Vet. Akad. Förhandl., 49. Stockholm.

——, 1893. Zur Kenntnis der Septenmuskulatur bei Ceriantheen und der Schlundrinnen bei Anthozoen. Ibid., 50.

——, 1897. Zur Mesenterienentwicklung der Actinien. Ibid., 54.

——, 1902. Die Actiniarien der Olga-Expedition. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland 5: 1. Kiel u. Leipzig.

——, 1903. Über die Regeneration der Seeanemonen. C. R. Congrès Nat. et Méd. du Nord, 16. Helsingfors.

——, 1906. Die Actinien-Larven. Nord. Plankton, XI: 5. Kiel u. Leipzig.

——, 1912. Ceriantharia. The Danish Ingolf-Exp., 5: 3. Copenhagen.

CARLGREN, O., 1912. Über Ceriantharien des Mittelmeeres. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, 20. Berlin.
——, 1923. Ceriantharia und Zoantharia. Wiss. Ergeb. d. Tiefsee-Exp., 19: 7. Jena.
——, 1924. Die Larven der Ceriantharien, Zoantharien und Actiniarien. Ibid., 19: 8.
——, 1931. On some Ceriantharia. Ark. Zool., 23, A: 2. Stockholm.
——, 1940. A Contribution to the Knowledge of the Structure and Distribution of the Cnidae in the Anthozoa. Lunds Univ. Årsskr., N. F. 2: 36. Lund u. Leipzig.
——, 1942. Actiniaria II. The Danish Ingolf-Exp. 5: 12. Copenhagen.
CASPERSSON, T., 1937. Über den chemischen Aufbau der Strukturen des Zellkernes. Protoplasma, 27: 2. Leipzig.
CLAUS, C., 1883. Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag u. Leipzig.
CLEVE, P. T., 1901. The Seasonal Distribution of Atlantic Plankton Organisms. Göteborgs Vet. Handl., 3. Göteborg.
CRAMPTON, H. E., 1899. The Ovarian History of the Egg of Molgula. Journ. Morph., 15. Philadelphia.
DIXON, A. F., 1888. On the Arrangement of the Mesenteries in the Genus Sagartia. Sc. Proc. Roy. Dublin Soc., 6. Dublin.
EKMAN, S., 1935. Tiergeographie des Meeres. Leipzig.
FAUROT, L., 1892. Sur le développement du Cerianthus membranaceus. Bull. Soc. Zool. France. Paris.
——, 1895. Études sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies. Arch. Zool. Exp. et Gén., 3: 3. Paris.
FORSMAN, B., 1938. Untersuchungen über die Cumaceen des Skageraks. Zool. Bidr., 18. Uppsala.
FOWLER, G. H., 1897. Contribution to our Knowledge of the Plankton of the Faeroe Channel. — No. III. The Later Development of Arachnactis albida (M. Sars) with Notes on Arachnactis bournei (sp. n.). Proc. Zool. Soc. London. London.
GEMMILL, J. F., 1919. The Development of the Mesenteries in the Actinian Urticina crassicornis. Proc. Zool. Soc. London. London.
——, 1920. The Development of the Sea-Anemones Metridium dianthus and Adamsia palliata. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 209. London.
——, 1921. The Development of the Sea Anemone Bolocera tuediae. Quart. Journ. Micr. Sc., 65. Oxford.
GOETTE, A., 1898. Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen. Zeitschr. wiss. Zool., 63. Leipzig.
GOSSE, PH., 1860. A History of the British Sea-Anemones and Corals. London.
HAIME, J., 1854. Mémoire sur le Cerianthe. Ann. Sc. Nat., 4: 1. Paris.
HARGITT, C. W., 1904. The Early Development of Eudendrium. Zool. Jb. Anat., 20: 2. Jena.
——, 1911. Some Problems of Coelenterate Ontogeny. Journ. Morph., 22. Philadelphia.
HARGITT, C. W. und G. T., 1910. Studies in the Development of Scyphomedusae. Ibid., 21.
HARGITT, G. T., 1919. Germ Cells of Coelenterates. VI. General Considerations, Discussion, Conclusions. Ibid., 33.
HEGNER, R. W., 1915. Studies on Germ Cells. IV. Protoplasmic Differentiation in the Oocyte of Certain Hymenoptera. Ibid., 26.

Heider, A. von, 1877. Sagartia troglodytes Gosse, ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, 75: 1. Wien.
——, 1879. Cerianthus membranaceus Haime. Ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. Ibid. 79: 1.
Hertwig, O. und R., 1879. Die Actinien anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems untersucht. Jen. Zeitschr. Naturwiss., 13. Jena.
Hertwig, R., 1881. Bau der Ovarien bei den Actinien. Jen. Zeitschr. Sitzber., 18. Jena.
——, 1882. Actiniaria. Zool. Chall. Exp., 6: 15. London.
Hickson, S. J., 1888. On the Sexual Cells and the Early Stages in the Development of Millepora plicata. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 179. London.
Hill, M. D., 1906. Notes on the Maturation of the Ovum of Alcyonium digitatum. Quart. Journ. Micr. Sc., 49. London.
Hofsten, N. von, 1915. Die Echinodermen des Eisfjords. Zool. Ergeb. Schwed. Exp. Spitzbergen, 2: 2. Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl., 54. Stockholm.
Höglund, H., 1938. Über die horizontale und vertikale Verteilung der Eier und Larven des Sprotts (Clupea sprattus L.) im Skagerak-Kattegatgebiet. Sv. Hydr.-biol. Komm. skr., 2. Stockholm.
Jourdan, E., 1879–1880. Recherches zoologiques et histologiques sur les Zoanthaires du Golfe de Marseille. Ann. Sc. Nat., 6: 10. Paris.
Jörgensen, M., 1910. Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). Arch. Zellforsch., 4. Leipzig.
Korotneff, A., 1879. Entwicklung der Myriothela. Zool. Anz., 2. Leipzig.
Korschelt, E. und Heider, K., 1902. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena.
—— ——, 1936. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Jena.
Kowalewsky, A., 1873. Untersuchungen über die Entwicklung der Coelenteraten. Moskau. (Russ. Text.)
Kowalewsky, A. und Marion, A.-F., 1883. Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires. Ann. Mus. d'Hist. Nat. de Marseille, 1. Marseille.
Kükenthal, W., 1919. Eireifung und Spermatogenese bei den Gorgonarien. Zool. Anz., 50. Leipzig.
Kükenthal, W. und Krumbach, Th., 1923–1925. Handbuch der Zoologie, I. Berlin u. Leipzig.
Lacaze-Duthiers, H. de, 1872. Développement des Coralliaires. Arch. Zool. Exp. et Gén., 1. Paris.
Leloup, E., 1929. Sur la présence de l'Arachnactis albida Sars dans le sud de la mer du Nord. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique, 40. Bruxelles.
, 1931. Contribution à la repartition des Cérianthaires dans le sud de la mer du Nord. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, 7: 2. Bruxelles.
, 1932. Cérianthes de l'Océan Atlantique. Ibid., 8: 4.
Lillie, Fr. R., 1902. Differentiation without Cleavage in the Egg of the Annelid Chaetopterus pergamentaceus. Arch. Entw.-Mech., 14. Leipzig.
Lubosch, W., 1914. Über die Eireifung der Metazoen. Anat. Hefte 2: 21. Wiesbaden.
Maas, O., 1908. Über den Bau des Medusenei's. Verh. D. zool. Ges., 18. Leipzig.
Mc'Murrich, J. P., 1891. Contributions on the Morphology of the Actinozoa. II. On the development of the Hexactiniae. Journ. Morph., 4. Philadelphia.

METSCHNIKOFF, EL., 1886. Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane. Wien.

MONNÉ, L., 1942. Submikroskopische Strukturtypen des Zytoplasmas. Ark. Zool., 34, B: 5. Stockholm.

MOROFF, TH., 1909. Entwicklung der Nesselzellen bei Anemonia. Ein Beitrag zur Physiologie des Zellkerns. Arch. Zellforsch., 4. Leipzig.

MORTENSEN, TH., 1894. Zur Anatomie und Entwicklung der Cucumaria glacialis. Zeitschr. wiss. Zool., 57. Leipzig.

——, 1920. Notes on the development and the larval forms of some Scandinavian Echinoderms. Vidensk. Meddelelser. 71. Köbenhavn.

MOSER, J., 1919. Eireifung, Spermatogenese und erste Entwicklung der Alcyonarien. Zool. Anz., 50. Leipzig.

MÜLLER, R., 1910. Über die Eireifung bei den Alcyonaceen. Arch. ges. Physiol., 136. Bonn.

NUSBAUM, J. und OXNER, M., 1913. Die Diovogonie oder Entwicklung eines Embryo aus zwei Eiern bei der Nemertine Lineus ruber Müll. Arch. Entw.-Mech., 36, Leipzig.

OSBURN, R. C., 1914. Movements of Sea Anemones. Bull. Zool. Soc. New York, 17. New York.

PARKER, G. H., 1917. Pedal Locomotion in Actinians. Journ. Exp. Zool., 22. Philadelphia.

PAX, F., 1908. Hypertrophie bei Actinienlarven. Zool. Anz., 33. Leipzig.

——, 1925. Hexacorallia. In Kükenthal-Krumbach: Handb. der Zoologie, I. Berlin u. Leipzig 1923–1925.

——, 1934–36. Anthozoa. Tierw. Nord-Ostsee, 30: 3 e. Leipzig.

REES, O. M., 1915. Contributions to the comparative Anatomy of some British Actiniae. Journ. Mar. Biol. Ass., 10. Plymouth.

RETZIUS, G., 1904. Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. Biol. Untersuch., 11. Stockholm.

ROCH, F., 1940. Die Terediniden des Mittelmeeres. Thalassia, 4: 3. Bolzano.

ROMEIS, B., 1932. Taschenbuch der mikroskopischen Technik. München u. Berlin.

ROULE, L., 1932. Observations sur l'ontogenèse du Vérétille (Veretillum cynomorium Pall.). Arch. Zool. Exp. et Gén., 74. Paris.

RUNNSTRÖM, J., 1941. Keimzellen und embryonale Gewebe des Tierreichs. Die Methoden der Fermentforschung. Lief. 5. Leipzig.

RUNNSTRÖM, S., 1927. Über die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. Bergens Mus. Årb. Naturvid. rekke, 2. Bergen.

——, 1929. Weitere Studien über die Temperaturanpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere. Ibid., 10.

——, 1931. Eine Übersicht über das Zooplankton des Herdla und Hjeltefjordes. Ibid., 2.

——, 1936. Die Anpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere an die Temperaturverhältnisse verschiedener Verbreitungsgebiete. Ibid., 3.

SAMA, M. R. y, 1935. Sobre las relaciones entre la mesoglea y los foliculos testiculares de Cerianthus membranaceus. Rev. Esp. Biol., 4: 4. Madrid.

SANZO, L., 1936. Allevamento di una larva pelagica di »Cerianthus» fino all'acquisto di caratteri definitivi. Rend. Acc. Dei Lincei, Scienze fis. 24: 7–8. Roma.

SARS, M., 1846. Über Arachnactis albida, einen schwimmenden Polypen. Fauna littoralis Norwegiae. Christiania.

Schaxel, J., 1910. Die Eibildung der Meduse Pelagia noctiluca Pér. et Less. Untersuchungen über die morphologischen Beziehungen der Kernsubstanzen untereinander und zum Cytoplasma. Festschr. R. Hertwig, 1. Jena.
——, 1912. Weitere Untersuchungen über die Eibildung der Meduse Pelagia. Jen. Zeitschr. Natw., 48. Jena.
Schleip, W., 1929. Die Determination der Primitiventwicklung. Leipzig.
Stephenson, T. A., 1929. A Contribution to Actinian Morphology: The genera Phellia and Sagartia. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 56. Edinburgh.
——, 1928. The British Sea Anemones, I. London.
——, 1935. The British Sea Anemones, II. London.
Tsukaguchi, R., 1914. Über die feinere Struktur des Ovarialeies von Aurelia aurita L. Arch. mikr. Anat., 85. Bonn.
Vanhöffen, E., 1895. Untersuchungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Arachnactis albida Sars. Bibl. Zool., 20. Stuttgart.
Weill, R., 1934. Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs Nématocystes. I. Recherches sur les Nématocystes. Trav. Stat. Zool. Wimereux, 10. Paris.
——, 1934. Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs Nématocystes. II. Valeur Taxonomique du Cnidome. Trav. Stat. Zool. Wimereux, 11. Paris.
Weismann, A., 1883. Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena.
Wietrzykowski, W., 1912. Recherches sur le développement des Lucerniaires. Arch. Zool. Exp. et Gén., 10. Paris.
——, 1914. Recherches sur le développement de l'Edwardsia Beautempsii. Bull. Intern. l'Acad. Sc. Cracovie. Krakau.
Wilson, C. B., 1900. The Habits and Early Development of Cerebratulus lacteus (Verill). Quart. Journ. Micr. Sc., 43. London.
Wilson, E. B., 1884. The Development of Renilla. Phil. Trans. Roy. Soc., 174: 3. London.
——, 1900. The Cell in Development and Inheritance. New York u. London.
——, 1925. The Cell in Development and Heredity. New York.

Erklärung der Tafeln.

Taf. 1.

Fig. 1, 2, 3 und 4. *Cerianthus lloydii.* Querschnitt durch Mesenterien mit Oocyten und Hodenfollikeln. *oc* Oocyte, *hf* Hodenfollikel, *kb* Kern der Oocyte, »Keimbläschen»; *en* Entoderm, *st* Stützlamelle, *tn* Verbindung mit der Epithelfläche (»Trophonema»). Nr. 1, 2 und 3 formolkonserviert 6 Monate vor der Geschlechtsreife. Nr. 4 Zenkerkonserviert unmittelbar vor Eintritt der Geschlechtsreife. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. 10 μ. Vergr. 40 ×.

Fig. 5. *Cerianthus lloydii.* Schnitt durch junge Oocyte mit »Trophonema», *tn. nc* Nucleolus, *kb* Keimbläschen, *nv* »Netzwerk», siehe Text, S. 100, *st* Stützlamelle. Vergr. 280 ×. Im übrigen wie Fig. 1, 2 und 3.

Fig. 6. *Pachycerianthus multiplicatus.* Querschnitt durch fertiles Mesenterium. *oc* Oocyten, *hf* Hodenfollikel, *db* Dotterkornbildung in einer Oocyte. Zenker. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. 60 ×.

Fig. 7. *Pachycerianthus multiplicatus.* Teil einer Oocyte während der Dotterkornbildung (mittlere Oocyte auf Fig. 6). *mf* Mesogloeafollikel, *om* Oocytenmembran, *gf* spiralförmig gewundene Differenzierungen im Cytoplasma, *db* Dotterkornbildung in zentrifugaler Richtung, *km* Kernmembran, *nc* Nucleolus. Vergr. 420 ×. Im übrigen wie Fig. 6.

Fig. 8. *Cerianthus lloydii.* Querschnitt durch Mesenterium mit Oocyten, *oc.* Rechts auf dem Bilde eine junge Oocyte in Kontakt mit der Stützlamelle, *st. nc* Nucleolus. Vergr. 280 ×. Im übrigen wie Fig. 1, 2 und 3.

Fig. 9. *Pachycerianthus multiplicatus.* Querschnitt durch Mesenterium mit einwandernden Keimzellen, *kz* (in diesem Fall werdende Oocyten), *en* Entoderm, *st* Stützlamelle, *lz* Zellenelemente in der Lamelle. Zenker. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. ca. 200 ×.

Taf. 2.

Cerianthus lloydii. Schnitte. 5—10 μ.

Fig. 1. Junge Oocyten, teilweise von der Stützlamelle umschlossen. *oc* Oocyte, *st* Stützlamelle, *kb* Keimbläschen, *ck* Cytoplasmakalotte. Formol. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. 200 ×.

Fig. 2. Hodenfollikel, *hf,* in der Anlegung. Vgl. Taf. 1. Formol. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. 200 ×.

Fig. 3. Teil einer Oocyte einen Monat vor der Reifungsteilung. Statt des auf Taf. 1. Fig. 2 und 5 sichtbaren Stranges liegt nun eine Platte von plasmareichen Zellen mit runden Kernen, *k*, dicht am Keimbläschen, *kb.* Nucleolus, *nc*, noch kräftig. *om* Oocytenmembran. Bouin. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. ca. 900 ×.

Fig. 4. Querschnitt durch reife Hodenfollikel. *en* Entoderm, *st* Stützlamelle, *sp* Spermatiden und Spermien. Bouin. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. ca. 350 ×.

Fig. 5. Querschnitt durch geschlechtsreifes Tier. *ep* ektodermales Epithel, *lm* Längsmuskelschicht, *st* Stützlamelle, *en* Entoderm, *fm* fertile Mesenterien. Bouin. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. 14 ×.

Fig. 6. Teil eines Hodenfollikels. *fv* Follikelwand, *spg* Spermatogonien, *spc* Spermatocyten, *spt* Spermatiden. Bouin. Gentianaviolett. Vergr. 1260 ×.

Taf. 3.

Fig. 1. *Cerianthus lloydii.* Schnitt durch einen Teil eines fertilen Mesenteriums unmittelbar vor der Eiablösung. Die halbjährige Oocyte fast frei im Follikel, noch am animalen Pol befestigt. Kernmembran aufgelöst. *nc* Nucleolus, *kpl* plasmareiches Gebiet an der früheren Stelle des Keimbläschens, *hf* Hodenfollikel. Zenker. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. 150 ×.

Fig. 2. *Cerianthus lloydii.* Schnitt durch Ei mit Richtungsspindel, *rs.* Bouin. Gentianaviolett. Vergr. 150 ×.

Fig. 3. *Cerianthus lloydii.* Schnitt durch Ei mit Richtungsspindel, *rs.* Chromosomen in der Mitte der Spindel. Bouin. Gentianaviolett. Vergr. 1260 ×.

Fig. 4 und 8. *Cerianthus lloydii.* Richtungskörper, *rk*, an der Eimembran befestigt. *sr* Spindelrest, *ruk* Pronucleus. Fig. 4: Vergr. 150 ×; Fig. 8: Vergr. 1260 ×. Bouin. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin.

Fig. 5. *Pachycerianthus multiplicatus.* Teil einer Oocyte, die fertig ist, das Mesenterium zu verlassen. *en* Entoderm, *om* Oocytenmembran, *km* Kernmembran, *nc* Nucleolus. Zenker. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. 480 ×.

Fig. 6. *Cerianthus lloydii.* Teilvergrösserung von Fig. 1. Figurerklärungen siehe Fig. 5. Zenker. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. 1000 ×.

Fig. 7. *Pachycerianthus multiplicatus.* Teil eines Eies nach Reduktionsteilung. *ruk* Pronucleus, *dt* Dotterkorn. Zenker. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. ca. 500 ×.

Fig. 8. Siehe Fig. 4.

Fig. 9. *Cerianthus lloydii.* Lebendes Ei mit Richtungskörpern. Vergr. 24 ×.

Taf. 4.

Cerianthus lloydii.

Fig. 1. Schnitt durch reifes Ei. *ruk* Pronucleus. Bouin. Gentianaviolett. Vergr. 150 ×.

Fig. 2. Schnitt durch Ei, in dem Kernteilungen begonnen haben. *k* Kerne mit Cytoplasmaanhäufungen, *ekp* die periphere deutoplasmafreie Zone (Ektoplasma). Im übrigen wie Fig. 1. Vergr. 150 ×.

Fig. 3. Schnitt durch Ei mit peripheren Kernen, »Periblastula». *k* Kerne. Bouin. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. 150 ×.

Fig. 4. Periphere Kerne im Ektoplasma. Vgl. Fig. 3. Vergr. 1260 ×.

Fig. 5. Schnitt durch sich einstülpende »Periblastula». *um* Urmund. Bouin. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. 150 ×.

Fig. 6. Dasselbe wie auf Fig. 5. Schnitt durch die Mitte der Invaginationsfurche. Auf dem Schnitt liegen Zellen spärlich im Boden des sich einstülpenden Gebiets verstreut. Im übrigen wie Fig. 5.

Fig. 7. Dasselbe wie auf Fig. 5 und 6. *ll* dünnes lamellenartiges Gebilde. Im übrigen wie Fig. 5.

Fig. 8. Schnitt durch Gastrula. *um* Urmund, *en* Entoderm, *ek* Ektoderm, *st* Stützlamelle. Zenker. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. 150 ×.

Fig. 9. Schnitt durch Larve mit begonnener Stomodaeumbildung. *sd* Stomodaeum, *ma* »Magentasche», *st* Stützlamelle, *en* Entoderm, *ek* Ektoderm. Im übrigen wie Fig. 8.

Fig. 10. Längsschnitt durch Larve mit fertig gebildetem Stomodaeum. *sd* Stomodaeum, *ek* Ektoderm im Stomodaeum (reich mit Nematocysten versehen), *ma* Magentasche, *en* Entoderm. Bouin. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. 150 ×.

Fig. 11. Längsschnitt durch dieselbe Larve wie auf Fig. 10. Schnitt durch zwei Tentakelanlagen, *rt. sd* Stomodaeum, *vz* vakuolisierte Zellen, *k* peripherer Kern. Im übrigen wie Fig. 10.

Fig. 12. Gastrula aus Bodenplankton des Gullmarfjords. Vergr. 56,5 ×.

Fig. 13. Gastrula, drei Tage alt. Aus Aquarium. *ek* Ektoderm, *en* Entoderm. Vergr. 56,5 ×.

Taf. 5.

Cerianthus lloydii.

Fig. 1. Larve mit Anlagen der vier ersten Randtentakel, *rt.* Von der Oralseite. *si* Siphonoglyphe, *pm II* das zuerst auftretende Mesenterienpaar, Protomesenterium II. Vergr. ca. 40 ×.

Fig. 2. Larve mit vier kurzen Randtentakeln, *rt.* Körperwand genügend durchsichtig, dass die entodermale Ansammlung vakuolisierter Zellen, *vz*, im Gastrocoel sichtbar ist. Aus Plankton, lebend photographiert. Der Pfeil zeigt die Bewegungsrichtung der Larve. Vergr. 30 ×.

Fig. 3 und 4. Querschnitt durch Larve nach abgeschlossener Stomodaeumbildung. *ek* Ektoderm, *en* Entoderm, *sd* Stomodaeum, *si* Siphonoglyphe, *pm I* Protomesenterium I, *pm II* Protomesenterium II. Zenker. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. ca. 150 ×.

Fig. 5. Querschnitt durch dieselbe Larve wie auf Fig. 3 und 4. Schnitt unterhalb des Stomodaeums. *mfi* Mesenterialfilament (pm II:s). Im übrigen wie Fig. 3 und 4.

Fig. 6. Aboraler Querschnitt durch dieselbe Larve wie auf Fig. 3, 4 und 5. Vakuolisierung von Entodermzellen, *vz.* Im übrigen wie Fig. 3 und 4.

Fig. 7. Cerinula-Stadium. *rt* Randtentakel, *mfi* Mesenterialfilament. Vergr. 30 ×.

Fig. 8. Junges 7-Tentakel-Stadium. *rt* Randtentakel, *mt* Oraltentakel, *dia* Diatomacée. Vergr. 30 ×.

Fig. 9. Querschnitt durch Larve mit 7 Tentakeln in der Stomodaeumregion. *rit* Richtungstentakel, *si* Siphonoglyphe, *pm I* Protomesenterium I (Richtungsmesenterienpaar), *pm II* Protomesenterium II, *pm III* Protomesenterium III, *nf* Neubildungsfach. Formol. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. Vergr. 70 ×.

Fig. 10. Querschnitt durch dieselbe Larve wie auf Fig. 9. Schnitt unterhalb des Stomodaeums. Im übrigen wie Fig. 9.

Taf. 6.

Cerianthus lloydii.

Fig. 1. Reife Eier, die das Gastrocoel verlassen haben. Vergr. 24 ×.

Fig. 2. Eier, deren Eimembranen durch starke Polyspermie verletzt sind. Vergr. 24 ×.

Fig. 3 und 4. Blastulae in Invagination. Fig. 3 zu Beginn der Invagination. *um* Urmund. Vergr. 24 ×.

Fig. 5. Gastrula aus Laichaquarium. Drei Tage nach Befruchtung des Eies. Oralfeld etwas abgeplattet. *um* Urmund. Vergr. 24 ×.

Fig. 6. Typisches Sortiment von *Synarachnactis bournei* aus Planktonprobe im April (4 und 7 Tentakel). *cer* Cerinula-Stadien. Vergr. 8 ×.

Fig. 7. Larve mit 7 Tentakeln von oben. *rit* Richtungstentakel, *rt* Randtentakel, *ml* Orallippen. Vergr. 12 ×.

Fig. 8. Dieselbe Larve wie auf Fig. 7 von der Seite.

Fig. 9. Oralseite einer Larve unmittelbar vor der Festsetzung. 10 Randtentakel und 4 Oraltentakel sichtbar. Die Tentakellänge nimmt nach der Neubildungskammer, *nf*, ab. *rit* Richtungstentakel, *mt* Oraltentakel. Vergr. 10 ×.

Fig. 10. Larve mit 9 Tentakeln, noch mit durchsichtiger Körperwand. *vz* vakuolisierte Zellen, *mfi* Mesenterialfilament (*pm II*). Vergr. 10 ×.

Fig. 11. Bodenstadium aus dem Gullmarfjord. Alter unter 1 Jahr. Vergr. 8 ×.

Fig. 12. Larve aus Plankton mit 11 angelegten Randtentakeln. Vergr. 10 ×.

Fig. 13. Larve aus Plankton (Mai). Körper langgestreckt wie unmittelbar vor der Festsetzung. Aboral ist die Längsmuskelschicht kräftiger ausgebildet als mehr oral. Vergr. ca. 15 ×.

Fig. 14. Bodenstadium mit 9 Randtentakeln. Festsetzung im Aquarium. Photographiert nach Konservierung. Vergr. 19 ×.

Taf. 7.

Cerianthus lloydii.

Fig. 1. Ältere Larve (9 Tentakel) aus Plankton, die einen Copepoden fängt. Vergr. ca 15 ×.

Fig. 2. Bodenstadium mit 12 (13) Randtentakeln und 4 Oraltentakeln. Die Figur zeigt dieselbe Larve: links von der Ventralseite, *v*, mit ihren kurzen Tentakeln, rechts von der Dorsalseite, *d*. Auf Lehm, Gullmarfjord. Ca. 5 Monate alt. Vergr. 15 ×.

Fig. 3. Bodenstadium mit 35 Randtentakeln. Mindestalter 1 $^1/_2$ Jahre. Das Exemplar wurde im Februar an einer natürlichen Laichstelle gefangen. Es enthielt keine Geschlechtsprodukte. Aboral sieht man einen Ring, *s*, bestehend aus Schleim und Atrichen — Beginn neuer Röhrenbildung. Vergr. 3 ×.

Fig. 4. Teile zweiter Larvenröhren aus Sand und Schleim, die im Aquarium gebaut wurden. Die rechte Röhre wurde auf horizontaler Fläche unter ständig weitergehender Rückwärtsbewegung der Larve gebildet. Während der Bildung der linken Röhre unterbrach die Larve die Rückwärtsbewegung ein paarmal längere Zeit. Die Länge der Larve beträgt etwa ein Drittel der Röhrenlänge. Vergr. 6 ×.

Fig. 5. Larvenröhre aus Quarzkörnern und Schleim. Die Röhre wurde während der Festsetzung in der Unterlage gebildet. Vergr. 8 ×.
Fig. 6. Mindestens $1^1/_2$ Jahre altes Tier von Lehmboden. Vergr. 3,5 ×.
Fig. 7. Atrichen von der Innenseite einer alten Röhre. *at* Atrichen. Die hellen Kapseln devaginiert. Eosin. Vergr. ca. 200 ×.
Fig. 8. Ausstrichpräparat von der Innenseite einer Röhre aus 7 m Tiefe. *at* Atriche, teilweise devaginiert, *dia* eine Diatomacée, *Navicula Schmidtii*, die in grossen Mengen im Schleim zwischen den Nematocysten hingleitend angetroffen wird. Vergr. ca. 200 ×.

Taf. 8.

Pachycerianthus multiplicatus.
Zenker. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. 5 und 10 µ.
Fig. 1. Schnitt durch Mesenterium mit wachsender Oocyte. *oc* Oocyte, *st* Stützlamelle, *nz* Nährsubstanz von degenerierenden Keimzellen. Vergr. ca. 250 ×.
Fig. 2. Schnitt durch Mesenterium mit fertigen Geschlechtszellen. *kb* Keimbläschen, *nc* Nucleolus, *st* Stützlamelle, die hier den grösseren Teil der Oocyte umgibt (Mesogloeafollikel), *dr* Schleimdrüsen im Mesenteriumrand, *spg* Spermatogonienschicht, *sp* Spermatiden und Spermien. Vergr. 60 ×.
Fig. 3. Schnitt durch befruchtetes Ei, wo sich der Zygotenkern einmal gefurcht hat, aber die Plasmafurchung noch nicht eingetreten ist. *dt* Dotterkörner, *pi* »Plasmainsel» (siehe Text, S. 151), *cp* zentrales Cytoplasma. Vergr. 80 ×.
Fig. 4. Schnitt durch Ei mit der 1. Teilungsfurche in Anlegung. *f I* erste Teilungsfurche, *dt* Dotterkorn (beim Schneiden von der verletzten Eiperipherie verschoben; kein Richtungskörper!). Vergr. 80 ×.
Fig. 5. Wie Fig. 4. *f I* erste Teilungsfurche, *cp* zentrales Cytoplasma, *k* Kern. Vergr. 80 ×.
Fig. 6. Wie Fig. 4 und 5. *za* »Zapfen» (siehe Text, S. 153). Vergr. 80 ×.
Fig. 7, 8 und 9. Schnitte durch 2-zellige Stadien. *k* Kern, *cp* zentrales Cytoplasma, *pi* »Plasmainsel». Vergr. 80 ×.
Fig. 10. Schnitt durch sich furchendes Ei mit der dritten Furche, *f III*, in Anlegung. Das Cytoplasma strahlt hier radiär von der Mitte der werdenden Blastomeren aus. Vergr. 80 ×.

Taf. 9.

Pachycerianthus multiplicatus.
Zenker. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. 10 µ.
Fig. 1. Schnitt durch einen Teil einer Oocyte, deren Wachstum beendigt ist. *mf* Mesogloeafollikel, *om* Oocytenmembran, *dt* Dotterkörner, *gf* spiralige Fäden im Plasma (siehe Text, S. 148). Vergr. ca. 400 ×.
Fig. 2. Schnitt durch Ei mit vordringendem Spermakern, ♂ *k*, *em* Eimembran, ♀ *k* der reduzierte Eikern selbst auf der Wanderung nach den zentraleren Teilen des Eies. Vergr. ca. 600 ×.
Fig. 3. Schnitt durch frühes Furchungsstadium (4 Zellen). *k* Tochterkern auf der Wanderung nach dem zentralen Cytoplasma, *cp*. *pr* Cyto-

plasmastrang, radiär in das aus dicht gepackten Dotterkörnern bestehende Deutoplasma ausstrahlend. *dt* Dotterkorn, *pi* »Plasmainsel» (siehe Text, S. 151), *f* Teilungsfurche in Anlegung. Vergr. ca. 600 ×.

Fig. 4. Wie Fig. 3, 15 Minuten später. *bv* dünne Blastomerenwand an der Stelle der Furche, *dt* Dotterkörner, *pk* Prophase-Kern in der Mitte des zentralen Cytoplasmas, *cs* Centrosom (Terminologie nach Wilson, 1925, S. 675). Vergr. ca. 600 ×.

Fig. 5. In der Hauptsache wie Fig. 4. Prophase-Kern (Spirem). Vergr. ca. 600 ×.

Fig. 6. Schnitt durch einen Teil eines Embryos in Invagination. *en* Entoderm, *ek* Ektoderm, *k* Kerne in dem hohen Ektoderm. Vgl. Taf. 10, Fig. 2. Vergr. ca. 600 ×.

Taf. 10.

Pachycerianthus multiplicatus.

Zenker. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. 10 μ.

Fig. 1. Schnitt durch Blastula. *bld* Blastoderm, *bl* Blastocoel, *dt* Dotterkörner. Vergr. 80 ×.

Fig. 2. Schnitt durch Embryo während der Gastrulation. *dt* Dotterkörner, *en* Entoderm, *zp* Zellen- und Dotterpfropf im Urmund. Vergr. 80 ×.

Fig. 3. Schnitt durch Exogastrula. *dt* Dotterkorn, *en* Entoderm, *um* Urmund. Vergr. 80 ×.

Fig. 4. Längsschnitt durch freischwimmende Larve während der Stomodaeumbildung (ca. 5 Tage alt). *sd* Stomodaeum, *ek* Ektoderm, *en* Entoderm, *st* Stützlamelle, *gl* Gastrocoel (hier leer, sonst mit Dotter gefüllt). Vergr. 80 ×.

Fig. 5. Wie Fig. 4. Larve jedoch 1 Tag älter. Kräftiges Wachstum des Ektoderms, in dessen innerem Teil rasch Muskelfasern angelegt werden. Die Larve nimmt immer mehr konische Form an. *m* definitive Mundöffnung. Im übrigen wie Fig. 4. Vergr. 80 ×.

Fig. 6. Oraler Querschnitt durch freischwimmende Gastrula. *um* Urmund, *bl* Blastocoelrest, *gl* Gastrocoel. Vergr. 80 ×.

Fig. 7. Längsschnitt durch freischwimmende Larve unmittelbar vor der Festsetzung (7 Tage nach Befruchtung des Eies). *st* Stomodaeum, *sdp* Schlundpforte, *dt* Dotterkorn. Vergr. 80 ×.

Fig. 8. Querschnitt (aboral) durch Larve, fertig für Festsetzung. *ek* Ektoderm, *en* Entoderm, *st* Stützlamelle. Vergr. 80 ×.

Fig. 9. Teilvergrösserung von Fig. 8. *ek* Ektoderm, mit zahlreichen Muskelfasern, *my.* *st* Stützlamelle, *en* Entoderm mit seinen Kernen, *k.* Vergr. ca. 720 ×.

Taf. 11.

Fig. 1. *Pachycerianthus multiplicatus.* 4-zelliges Stadium. Photographie von lebendem Material. Vergr. ca. 40 ×.

Fig. 2. *Pachycerianthus multiplicatus.* Invagination. 60 Stunden. Photographie von lebendem Material. *um* Urmund. Vergr. 28 ×.

Fig. 3. *Pachycerianthus multiplicatus.* Eine freischwimmende Larve (7 Tage) unmittelbar vor der Festsetzung im Bodensubstrat. Photo von lebendem Material. *m* Mund. Vergr. 28 ×.

Fig. 4. *Pachycerianthus multiplicatus.* Eine Larve $^1/_2$ Stunde nach dem Übergang zum Bodenleben. Photo von lebendem Material. *l* Larve, *lr* Schleimröhre der Larve. Vergr. 28 ×.

Fig. 5. *Pachycerianthus multiplicatus.* Eine Larve 12 Stunden nach dem Übergang zum Bodenleben. Photo von lebendem Material. *rt* Anlage von Randtentakel, *lr* Larvenröhre. Vergr. 28 ×.

Fig. 6. *Pachycerianthus multiplicatus.* Eine aus der Larvenröhre herausgenommene Larve. Ca. 2 Monate alt. *rt* Randtentakel. Vergr. 28 ×.

Fig. 7. *Pachycerianthus multiplicatus.* Dieselbe Larve wie auf Fig. 6, von oben. *rt* Randtentakel, *mt* Oraltentakel. Vergr. 28 ×.

Fig. 8. *Sagartia troglodytes.* Mehreiige Embryonen, oben aus 3 Eiern, unten aus 2 Eiern, in der Mitte normale Blastulae. Photo von lebendem Material. Vergr. ca. 120 ×.

Fig. 9. *Sagartia troglodytes.* Geschlechtsreifes Exemplar. *m* Mund, *te* Tentakel. Ca. $^3/_4$ nat. Grösse.

Fig. 10. *Sagartia troglodytes.* Teilvergrösserung von einem Ei mit angreifenden Spermien. *bm* Befruchtungsmembran, *sk* Spermienköpfe, *ss* Spermienschwänze. Photo von lebendem Material. Vergr. ca. 1000 ×.

Fig. 11. *Sagartia troglodytes.* Befruchtetes Ei und 16-zelliges Stadium. Das Ei mit Befruchtungsmembran. Photo von lebendem Material. Vergr. ca. 100 ×.

Fig. 12. *Sagartia troglodytes.* Erste Durchfurchung des Eies. 4-zelliges Stadium in Bildung. Photo von lebendem Material. Vergr. ca. 350 ×.

Fig. 13. *Sagartia troglodytes.* Dasselbe wie auf Fig. 12, von oben gesehen. Vergr. ca. 350 ×.

Fig. 14. *Sagartia troglodytes.* Freischwimmende Larve. Ungefähr 24 Stunden alt. Noch keine Differenzierung des Flimmerkleides. Vergr. ca. 150 ×.

Taf. 12.

Sagartia troglodytes.
Zenker. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. 5—10 μ.

Fig. 1. Schnitt durch reifes Ei. *ruk* Pronucleus, *ekp* »Ektoplasma» (siehe Text, S. 170). Vergr. 500 ×.

Fig. 2. Schnitt durch reifes Ei mit ansitzendem 2. Richtungskörper, *rk*. *fs* erste Furchungsspindel. Vergr. 500 ×.

Fig. 3. Schnitt durch 8-zelliges Stadium. *k* Kern in Blastomer, *bl* Blastocoel. Vergr. 500 ×.

Fig. 4. Schnitt durch 16-zelliges Stadium. *dt* Dotter. Im übrigen wie Fig. 3. Vergr. 500 ×.

Fig. 5. Schnitt durch inäquales Furchungsstadium. 10 Blastomeren. *fs* Furchungsspindel in Blastomer. Im übrigen wie Fig. 3 und 4. Vergr. 500 ×.

Fig. 6. Teilvergrösserung von Fig. 5. Figurerklärungen siehe Fig. 3, 4 und 5. Vergr. ca. 1000 ×.

Fig. 7. Schnitt durch Blastomer mit Furchungsspindel. *fs* Furchungsspindel, *cs* Centrosom (Wilson, 1925, S. 675), *bv* Blastomerenwand. Vergr. ca. 2000 ×.

Taf. 13.

Sagartia troglodytes.

Zenker. Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin. 10 μ.

Fig. 1. Schnitt durch Blastula. *bl* Blastocoel. Vergr. 500 ×.

Fig. 2. Längsschnitt durch Embryo im Beginn der Entodermbildung. Ca. 6 Stunden. *um* Urmund, *pe* »Urdarmplatte», *ek* Ektoderm. Vergr. 500 ×.

Fig. 3. Wie Fig. 2. Etwas älteres Stadium. Ca. 8 Stunden. *um* Urmund, *bl* Blastocoel, *pe* »Urdarmplatte», *ek* Ektoderm. Vergr. 500 ×.

Fig. 4. Querschnitt. Im übrigen wie Fig. 3. Vergr. 500 ×.

Fig. 5. Längsschnitt durch zweieiigen Einheitsembryo. Im übrigen wie Fig. 3. Vergr. 500 ×.

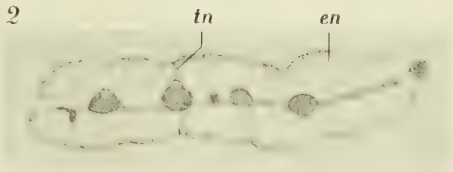
Fig. 6. Längsschnitt durch zweieiigen Einheitsembryo mit begonnener Stomodaeumeinbiegung. *sd* werdendes Stomodaeum. Das Urdarmmaterial (*pe*) hat hier noch kein dicht am Ektoderm liegendes inneres Keimblatt gebildet. Im übrigen wie Fig. 3. Vergr. 500 ×.

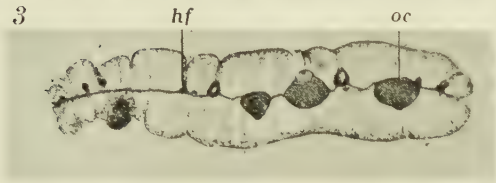
Fig. 7. Längsschnitt durch normale, freischwimmende Larve. Ca. 15 Stunden nach Befruchtung des Eies. *sd* Stomodaeum, *en* Entoderm (aus *pe* »Urdarmplatte»), *bl* Blastocoelrest, *ek* Ektoderm. Vergr. 500 ×.

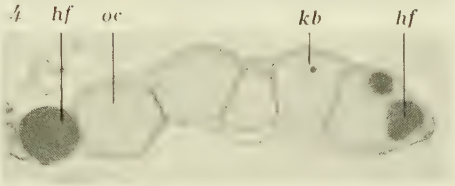
Printed $^{31}/_{8}$ *1943.*

TAFELN

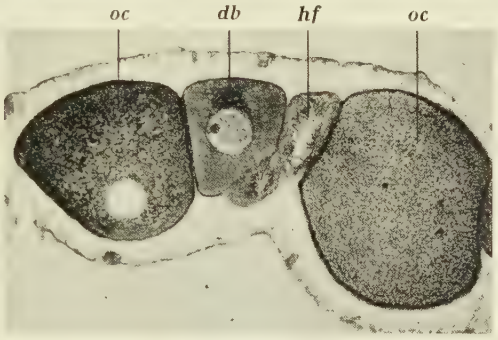
1
en
st
hf
oc
hf

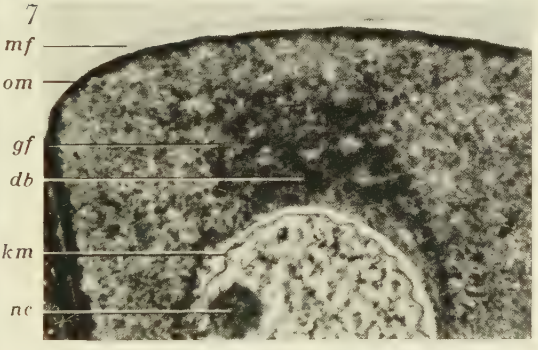

2
tn
en

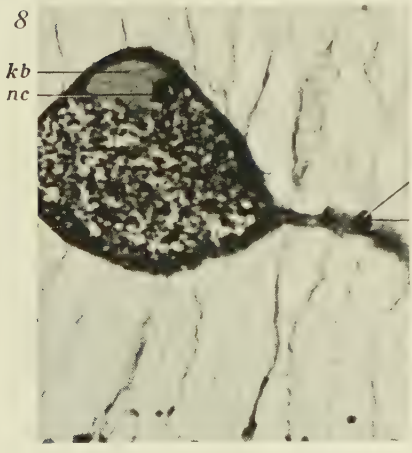

3
hf
oc

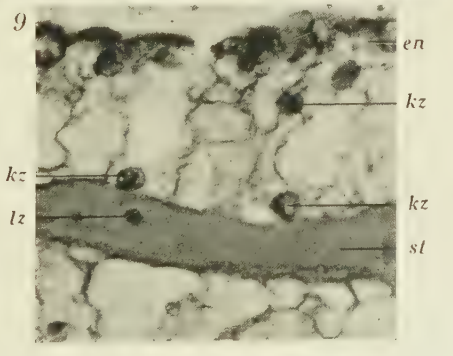

4
hf
oc
kb
hf

5
tn
nv
nc
kb
st


6
oc
db
hf
oc

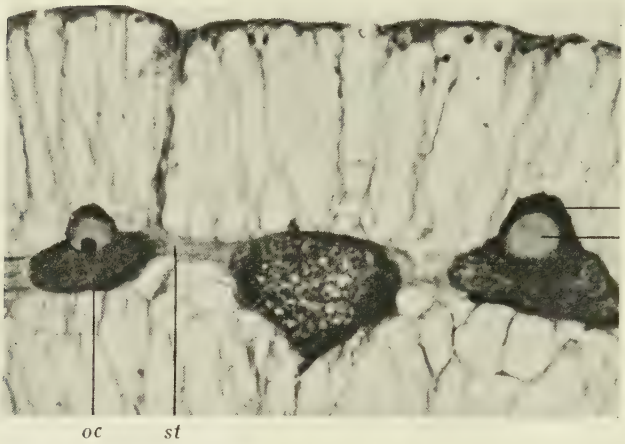

7
mf
om
gf
db
km
nc


8
kb
nc
kb
oc
st

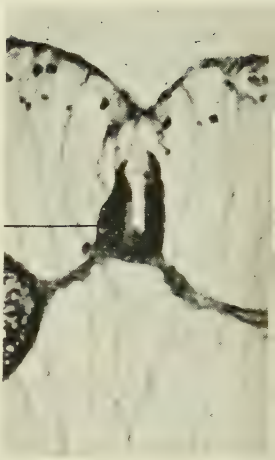

9
en
kz
kz
lz
kz
st

Auct. phot

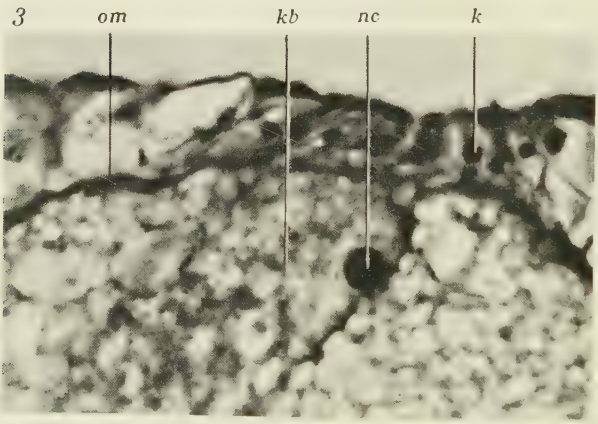
1



2

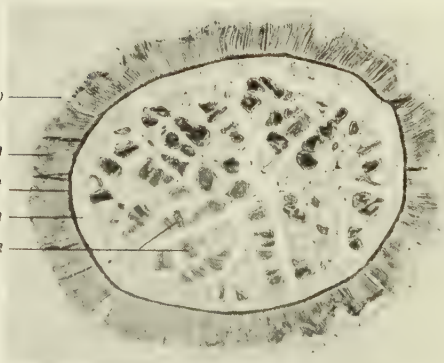


3

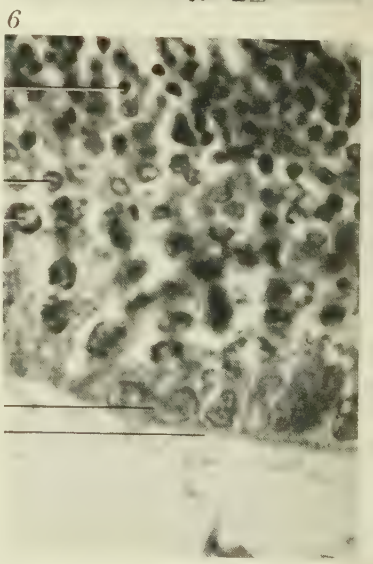


4

5

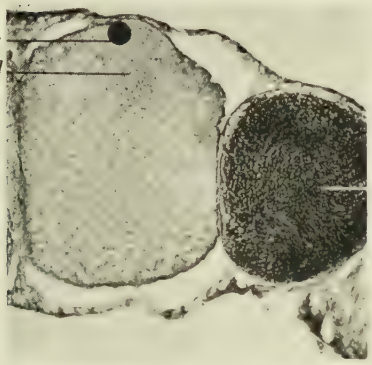


6

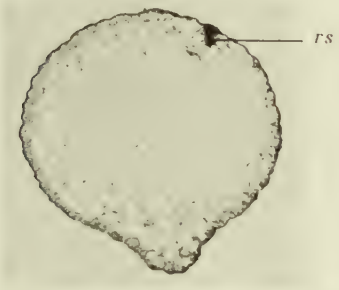


Auct. phot.

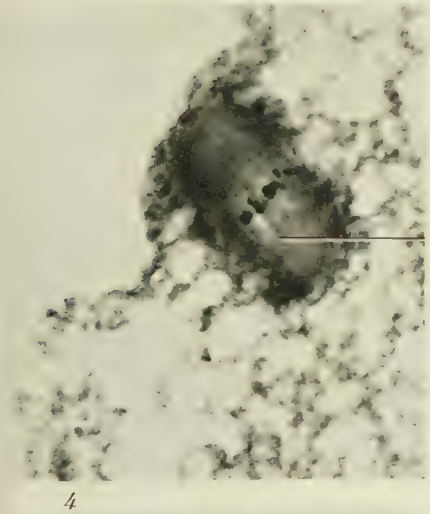
1



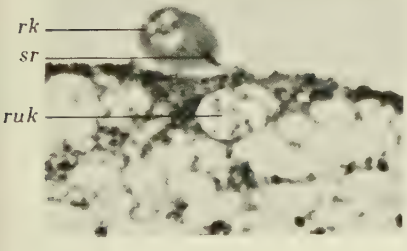
2



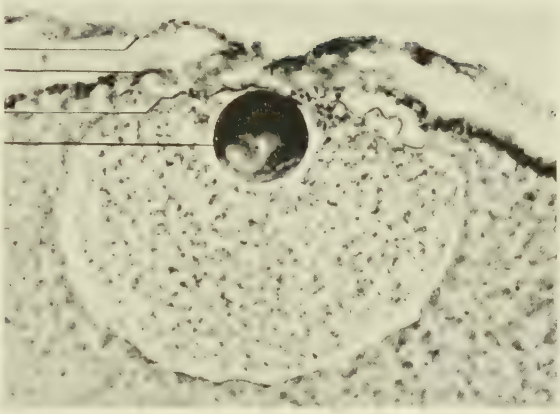
3



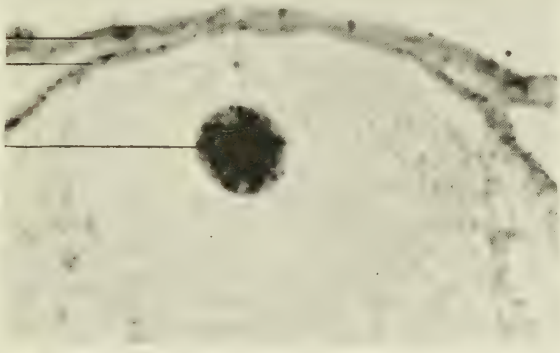
4



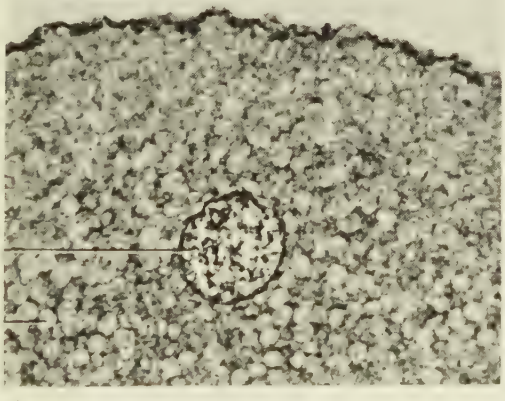
5



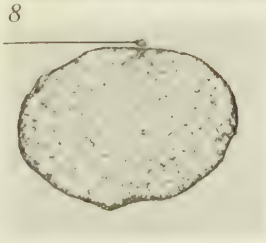
6



7

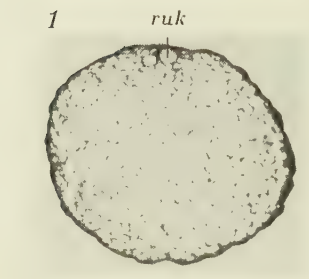


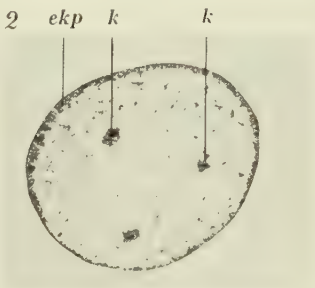
8



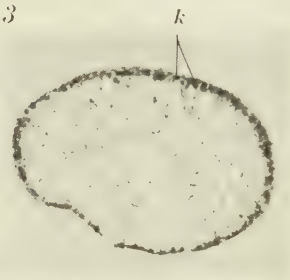
9

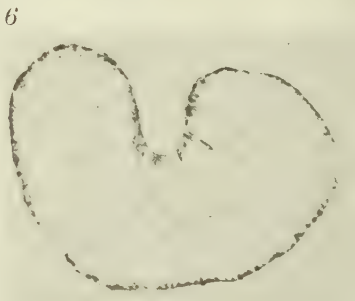
Auct. phot.


1
ruk

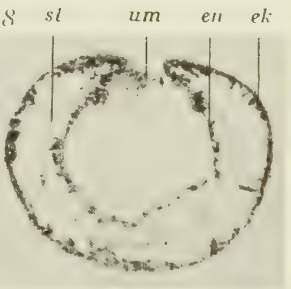

2
ekp
k
k

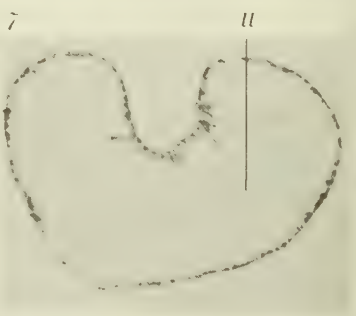
5
um

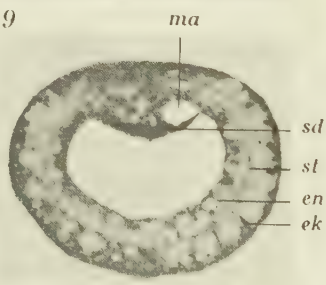

3
k

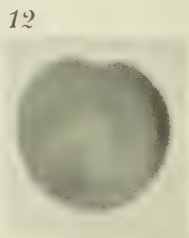

6

4
k
k

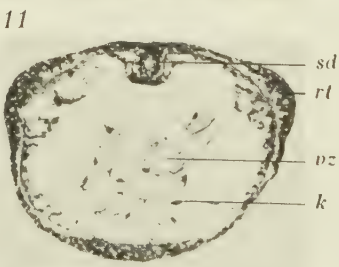

8
st
um
en
ek

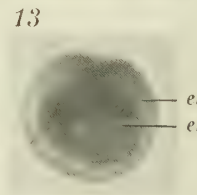

7
ll


9
ma
sd
st
en
ek

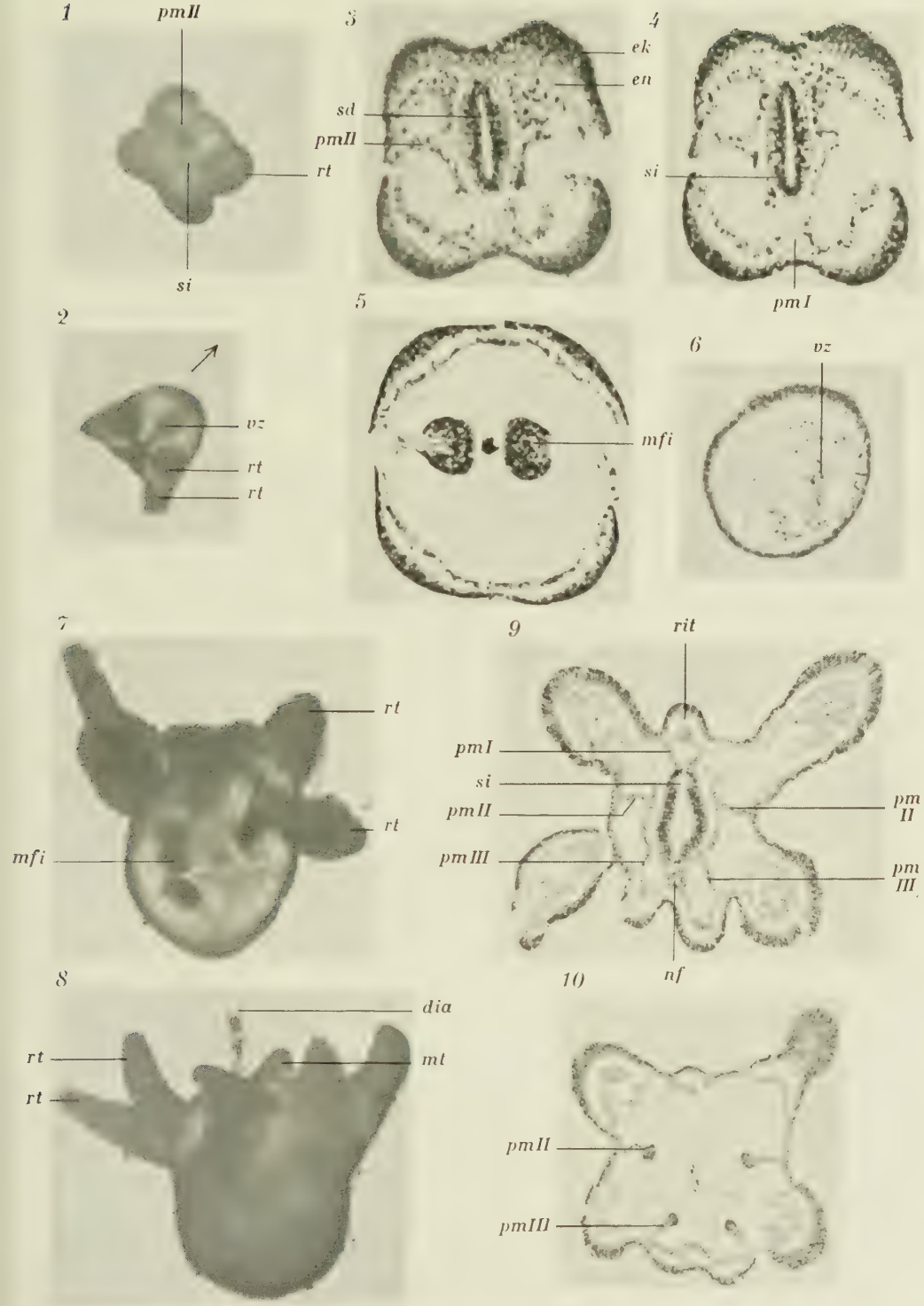

12

10
ek
sd
ma
en


11
sd
rl
vz
k

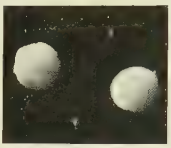

13
ek
en

Auct. phot.


1
pmII
si
rt
3
ek
en
sd
pmII
4
si
pmI
2
vz
rt
rt
5
mfi
6
vz
7
rt
rt
mfi
9
rit
pmI
si
pmII
pmIII
pm II
pm III
8
dia
rt
rt
mt
10
nf
pmII
pmIII

Auct. phot.

1

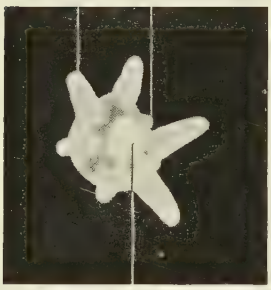

2

3

5

4

6



7

8

9

10

11

12

13

14

Auct. phot

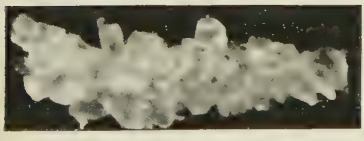
1

2

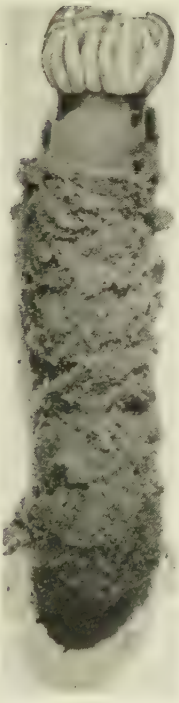
3

4

5

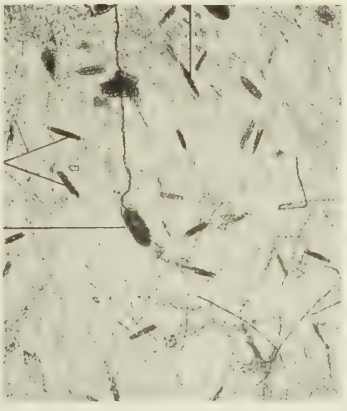


6



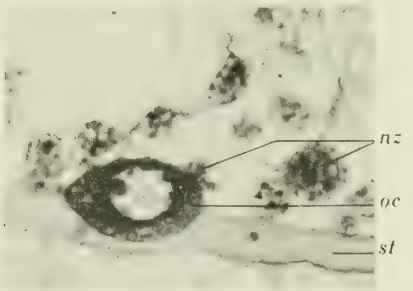
7

8

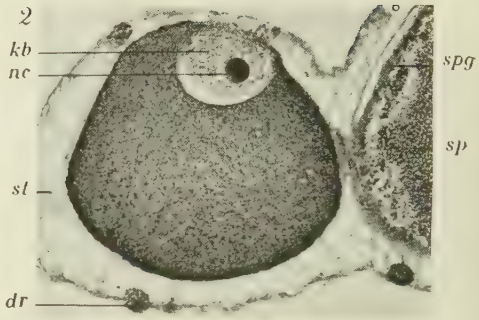


Auct. phot.

1

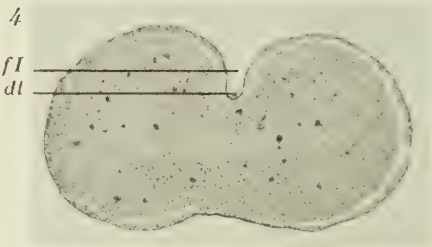


2

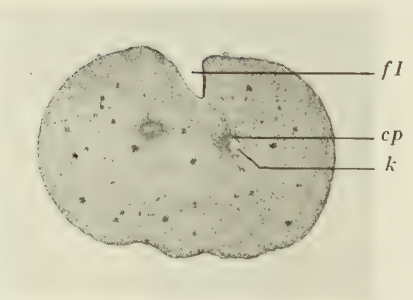


3

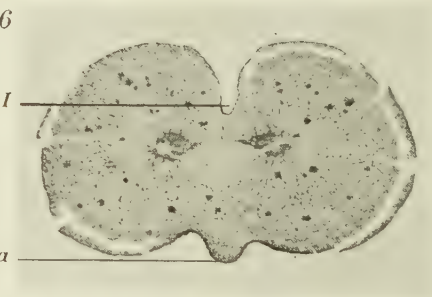
4



5

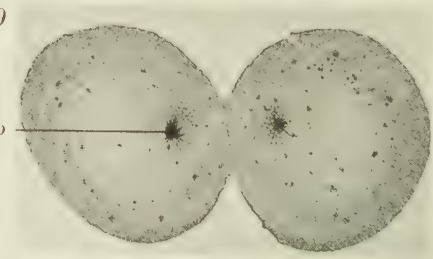


6

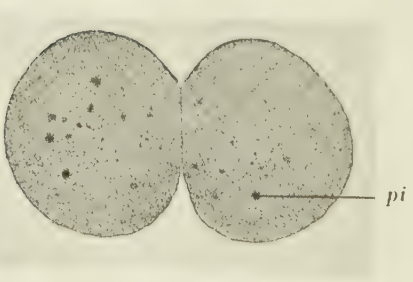


7

9

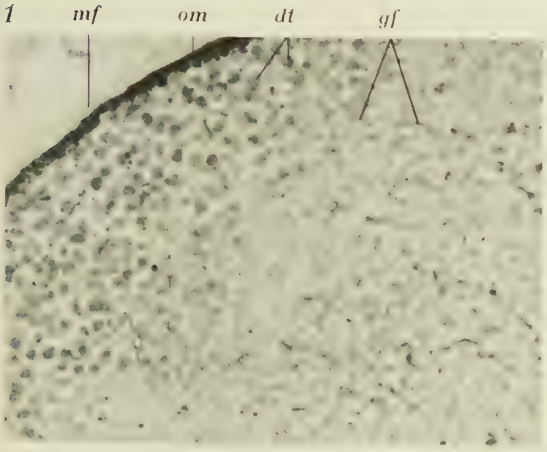


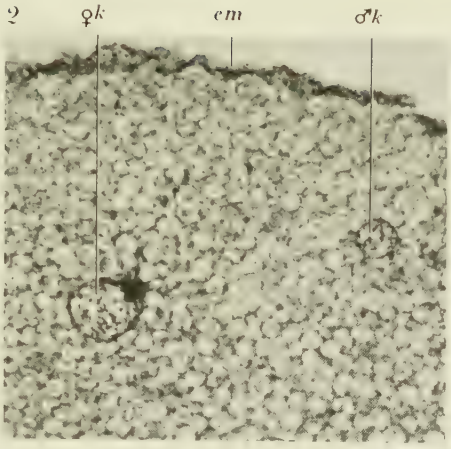
8

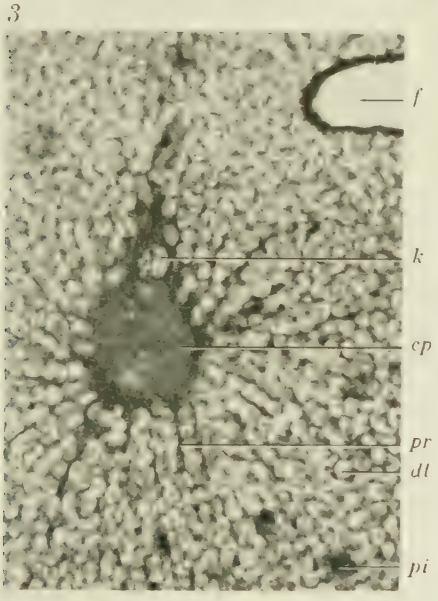


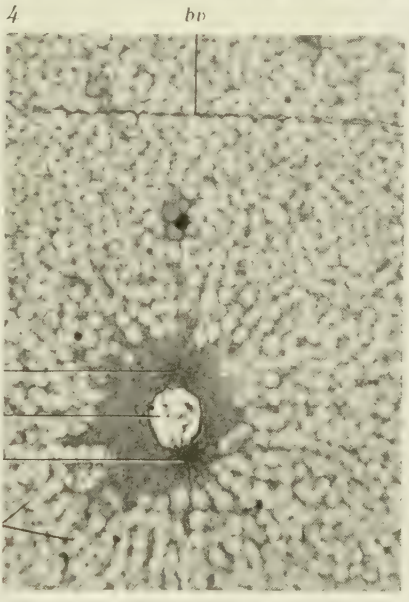
10

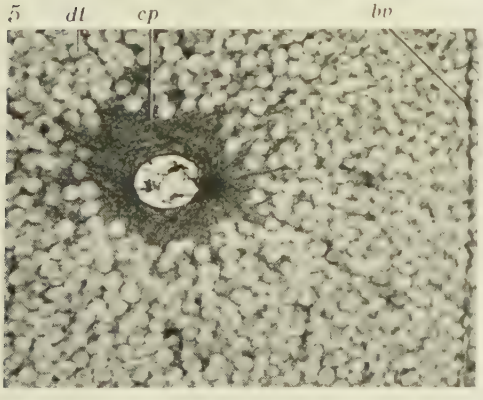
Auct. phot.

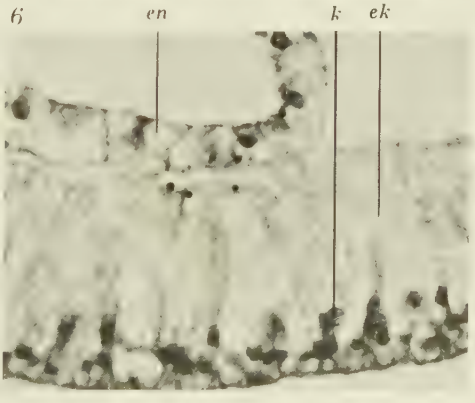






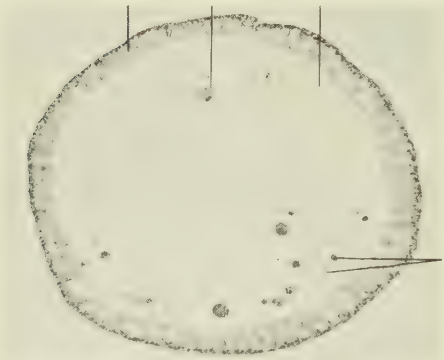




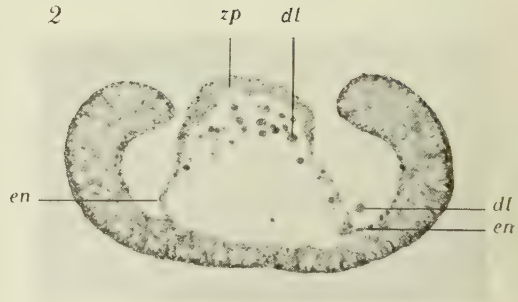


Auct. phot.

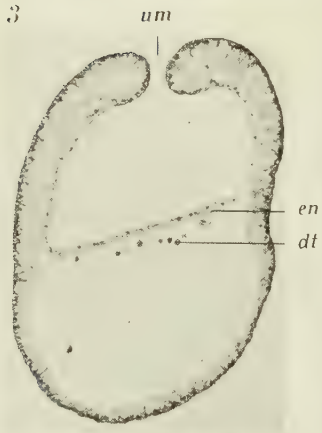
1



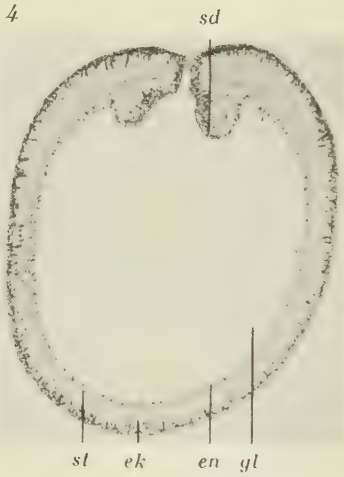
2



3



4

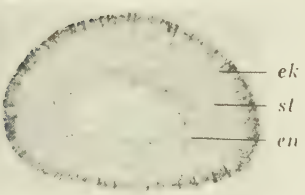


5

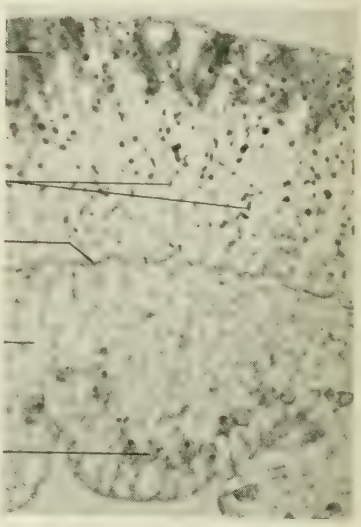
6

7

8

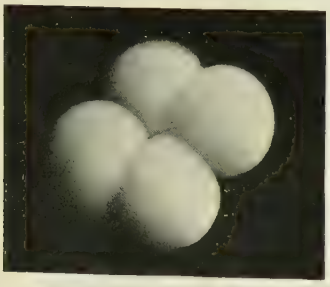


9

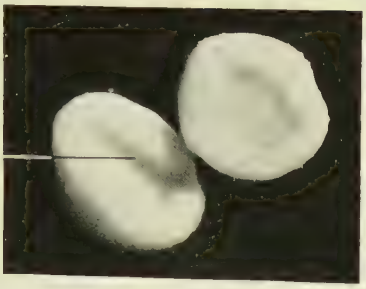


Auct. phot.

1

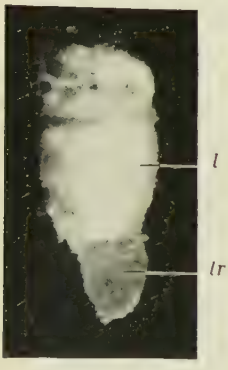


2



3

4

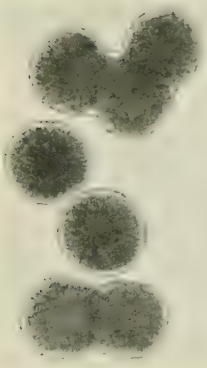


5

6

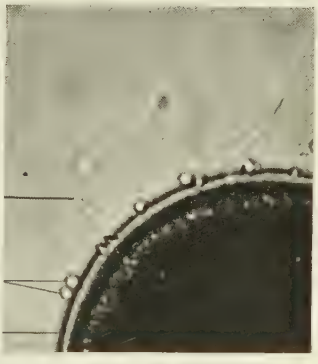
7

8



9

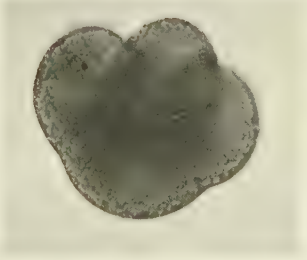
10



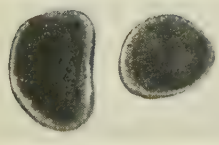
11

12

13

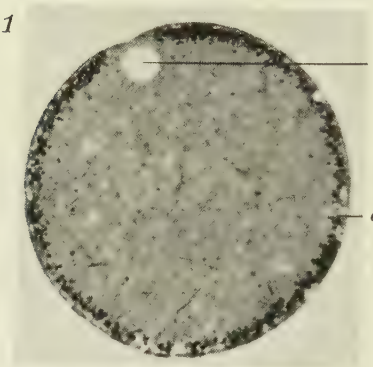


14

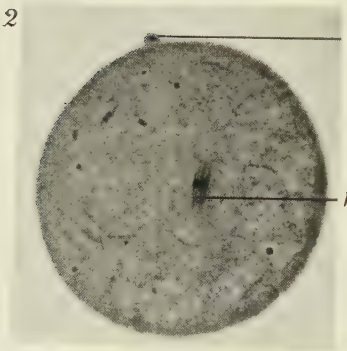


Auct. phot

1

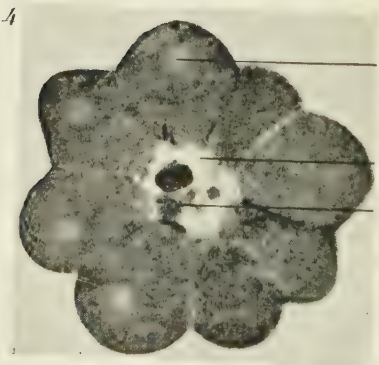


2

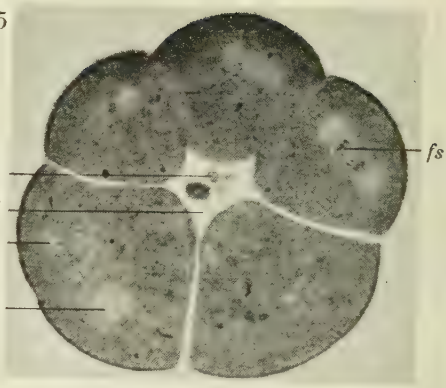


3

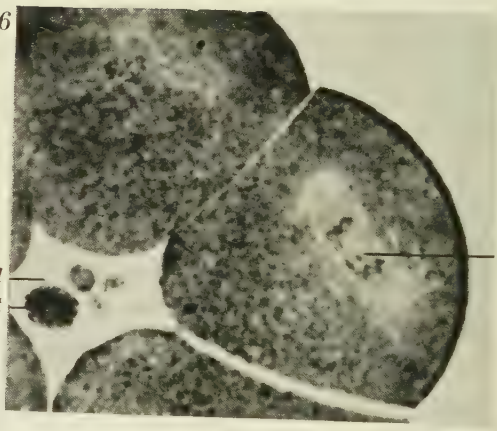
4



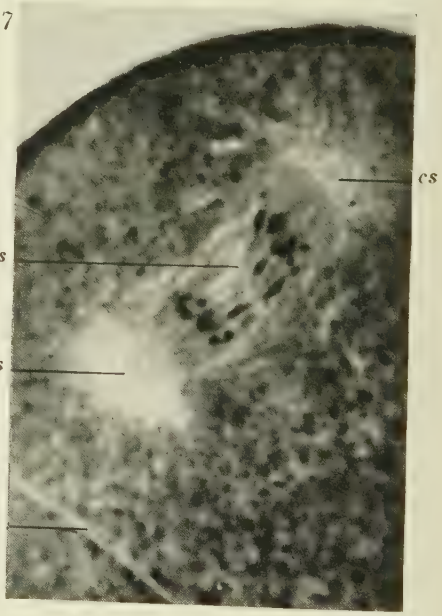
5



6

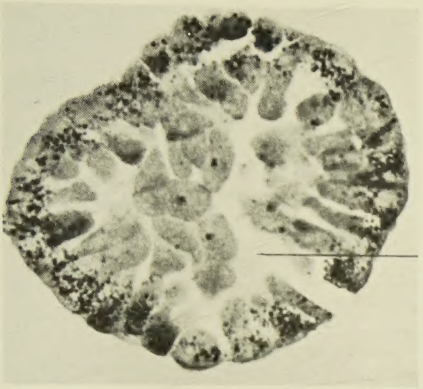


7

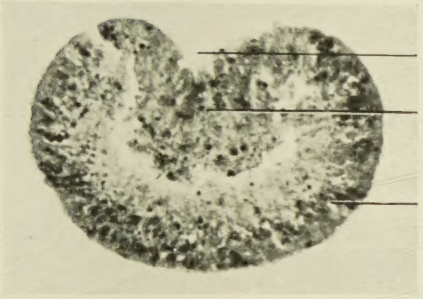


Auct. phot.

1

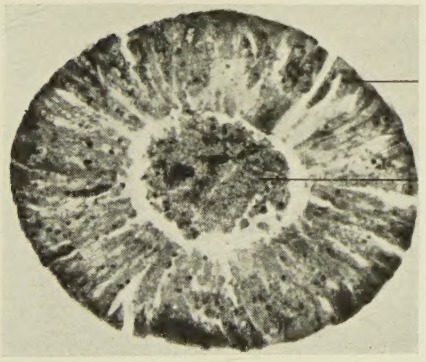


2

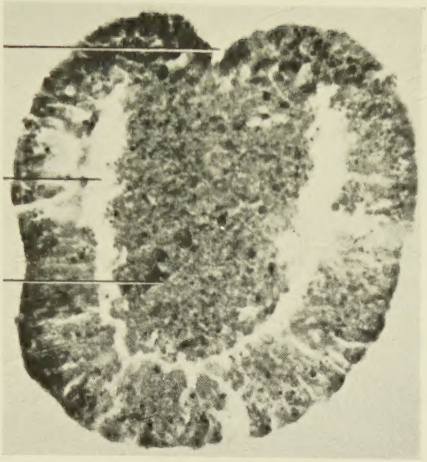


3

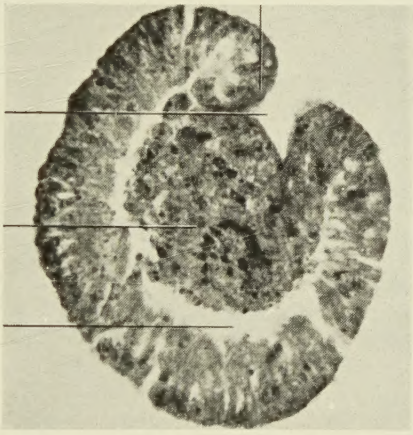
4



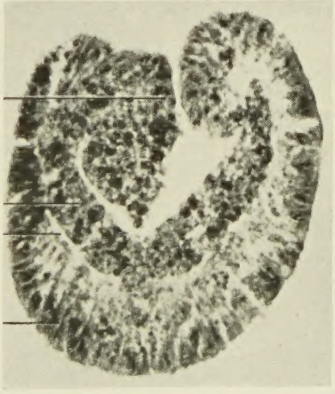
5



6



7



Auct. phot.